ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 79

12

ДЕКАБРЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
1994

РОССИЙСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Ответственный редактор номера К. Л. Виноградова

Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *Е. В. Траскевич*
Корректоры *Г. А. Самаковская* и *С. И. Семиглазова*

Оригинал-макет изготовлен
в Компьютерном издательском центре «Наука»
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12
Тел.: (812) 213-35-59

Компьютерная верстка *Г. В. Лебедевой*

ЛР № 020297 от 27.11.91 г. Сдано в набор 11.11.94. Подписано к печати 7.02.95.
Формат 70×100$^1/_{16}$. Бумага офсетная. Гарнитура таймс. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 10.40 Уч.-изд. л. 12.40. Тираж 791 Тип. зак. 515. С 1021.

Санкт-Петербургская издательская фирма РАН
199034, Санкт-Петербург, В-34, Менделеевская линия, 1. «Ботанический журнал», тел. 350-72-49

Санкт-Петербургская типография № 1 РАН
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.526.3 : 581.9 (470.1)

Н. В. Вехов

ФЛОРА СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ В ВОДОРАЗДЕЛЬНЫХ ОЗЕРАХ ВОСТОКА БОЛЬШЕЗЕМЕЛЬСКОЙ ТУНДРЫ

N. V. VEKHOV. FLORA OF VASCULAR PLANTS IN WATERSHED LAKES ON EAST OF THE BOLSHEZEMELSKAYA TUNDRA

Обсуждаются результаты исследований гидрофильных растений водораздельных озер восточной части Большеземельской тундры. Максимальное разнообразие высших водных и околоводных растений обнаружено в интразональных типах водных экосистем — ледниковых, ледниково-подпрудных, реликтовых озерах смешанного генезиса, с наиболее благоприятными для гидрофитов-вселенцев условиями обитания и максимальным разнообразием биотопов. Видимо, они явились рефугиумами для гидрофитов-вселенцев. Минимальное разнообразие гидрофитов характерно для мелководных озер зональных типов, с самыми неблагоприятными для них условиями существования.

Гидрофильные растения составляют значительную долю флоры высших растений Большеземельской тундры (Ребристая, 1977; Флора..., 1978; Вехов и др., 1986; Вехов, 1991). На водоразделах они произрастают в различных по происхождению озерах, которые могут быть потенциальными биотопами для вселенцев-гидрофитов. Среди озер встречаются водоемы зонального типа (термокарстовые озера, приуроченные к области залегания многолетнемерзлых толщ) и интразональные (ледниковые, ледниково-подпрудные или занимающие понижения рельефа бывшего морского дна прибрежных древних мелководных акваторий), распространенные и в других природных регионах (в областях бывшего оледенения на равнинах Евразии и современных очагах горного оледенения, на территориях, ранее покрывавшихся древними морскими акваториями).

В статье обобщены результаты собственных исследований и литературные сведения о составе и распределении высших водных и околоводных растений в различных озерах. Все известные места находок гидрофитов приведены на рисунке. В ходе экспедиционных работ в 1972—1982, 1986 и 1989 гг. автором были обследованы системы ледниковых и ледниково-подпрудных озер — Дияты (бассейн верхнего течения р. Воркута, 1980 г.) и Сядейты (бассейн р. Сядейю — притока верхнего течения р. Коротаиха, 1980 г.), Мал. и Бол. Сэрататы, Мал. и Бол. Панэчаты (бассейн р. Сейда — притока р. Уса, 1975 г.), каждая из которых состоит из нескольких соединенных между собой водоемов, а также отдельные озера этих типов — Лек-Ямботы (бассейн верхнего течения р. Воркута, 1974, 1975 гг.), Янейты, Янейты-Хасырей, Кормовое, Пеляжье, Бол. Выяты (бассейн верхнего течения р. Воркута, 1972—1980 гг.), Лек-Воркутаты (бассейн среднего течения р. Воркута близ ст. Песец, 1981, 1986, 1989 гг.); несколько десятков безымянных термокарстовых озер на торфяниках и минеральных грунтах моренных холмов в бассейнах этих рек и озер; обширные по площади акваторий озера (Щучье, Кривое и безымянные) на торфяниках близ горы Сиро-Юнкомыльк в 5—7 км к северу от пос. Промышленный — пригорода г. Воркута; эрозионно-термокарстовые озера на скло-

нах хр. Сидэпэ близ пос. Хальмер-Ю. Сведения о гидрофитах трех систем реликтовых озер в Большеземельской тундре (Вашуткиных, Падимейских и Харбейских) взяты из литературы (Катанская, 1970; Кочанова, 1976; Флора..., 1978). Деление растений на географические группы дано по монографии О. В. Ребристой (1977). Водные мхи определены Г. В. Железновой и Т. П. Шубиной (Институт биологии КНЦ УрО РАН). Названия цветковых растений даны по сводке С. К. Черепанова (1981).

Водораздельные озера региона разделены на 5 типов: I — термокарстовые на бугристых торфяниках; II — заболоченные впадины в узких и глубоких расщелинах между массивами бугристых торфяников; III — термокарстовые на минеральных грунтах на вершинах и склонах моренных холмов и в ложбинах стока; IV — ледниковые и ледниково-подпрудные в вытянутых долинах между мощными моренными грядами; V — реликтовые смешанного генезиса. Первые 3 из них являются зональными типами водных экосистем, а 2 других — интразональными. Под этими индексами озера указаны в таблице и на рисунке.

Видовой состав водных и околоводных сосудистых растений

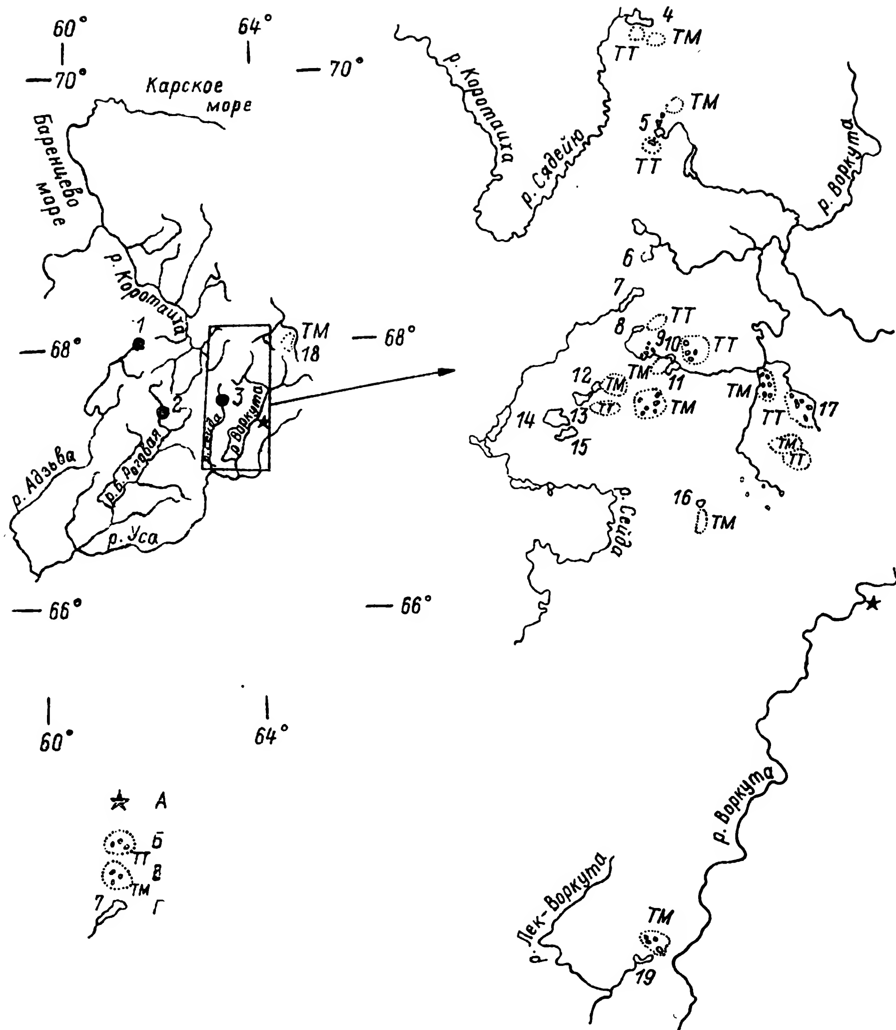
В составе гидрофильных растений различных водораздельных озер восточной части Большеземельской тундры преобладают плюризональные и бореальные формы: их 45 из 61 обнаруженных здесь видов (см. таблицу). Форм с преимущественно северным распространением немного (16 видов): циркумполярные гипоарктические — *Sparganium hyperboreum, Calamagrostis neglecta, Eriophorum vaginatum, Petasites frigidus*; гипоарктические евразийские — *Eriophorum russeolum, Rumex aquaticus, Petasites radiatus*; циркумполярные арктические — *Arctophila fulva, Carex rariflora, Ranunculus hyperboreus, R. pallasii*; арктоальпийские циркумполярные — *Carex bicolor, Juncus arcticus*; гипоарктические, преимущественно сибирские — *Ranunculus gmelinii*; бореально-гипоарктические циркумполярные — *Eriophorum polystachion*. Такое соотношение видов во флоре гидрофитов региона отражает общую структуру растительного покрова равнинных тундр северо-востока европейской части России (Ребристая, 1977). Видимо, в послеледниковье при существенных потеплениях климата территория, ныне занимаемая тундровой и лесотундровой зонами, была ареной активных миграций представителей флор более южных областей. Обнаруженные в различных водораздельных тундровых озерах гидрофиты с преимущественно южным распространением (бореальные, плюризональные), вероятно, сохранились со времен потеплений климата.

Практически все такие вселенцы сконцентрированы в интразональных типах водных экосистем — в наиболее глубоких и (или) мелководных озерах с обширными по площади акваториями (ледниковые, ледниково-подпрудные, реликтовые смешанного генезиса), где максимальное разнообразие биотопов и самые оптимальные для существования гидрофитов условия. Видимо, эти водные экосистемы являются своеобразными рефугиумами в южных (субарктических) тундрах для высших водных и околоводных растений с бореальными и плюризональными ареалами. Их присутствие не связано с географической широтой той или иной акватории: они отмечены как на юге близ границ с лесотундрой (оз. Лек-Воркутаты), так и в центральной (Вашуткины, Падимейские, Харбейские озера, озера в бассейне р. Воркута), и в северной (в бассейне верхнего течения р. Коротаиха) частях субарктических тундр (см. таблицу и рисунок). Вероятно, здесь важное значение имеет связь (наличие водотоков, в основном рек) между озерными системами и отдельными озерами в тундре с основными миграционными каналами, по которым расселялись эти виды. Первостепенную роль в этом процессе играла долина р. Уса, пересекающая северотаежную, лесотундровую зоны, а также юг тундровой зон, предгорья Полярного Урала, связанная с долиной р. Печора. Разветвленная

Состав и распространение гидрофильных растений в водораздельных озерах

Видовой состав	Типы озер	Местонахождения
Equisetum arvense L.	III—V	т, *1—15, 18, 19*
E. fluviatile L.	III—V	т, *1—15, 18, 19*
E. palustre L.	III—V	т, *1—15, 18, 19*
Isoëtes lacustris L.	IV	*5*
Sparganium hyperboreum Laest.	I—V	т, *1—19*
Potamogeton alpinus Balb.	I—V	т, *1—19*
P. berchtoldii Fieb.	I—V	т, *1—19*
P. friesii Rupr.	IV, V	*1, 7, 10—15, 19*
P. gramineus L.	V	*1, 2*
P. lucens L.	IV	*10—15, 19*
P. obtusifolius Mert. et Koch.	IV	*10—15, 19*
P. pectinatus L.	I—V	т, *1—8, 10—15, 17—19*
P. perfoliatus L.	III—V	т, *2—8, 10—15, 19*
P. praelongus Wulfen.	IV, V	*2, 3, 10—15*
P. subretusus Hagstr.	IV, V	*1, 2, 4—15, 19*
Triglochin palustre L.	III, IV	т, *4—8, 10—15, 17—19*
Alopecurus aequalis Sobol.	III, IV	т, *10—15, 19*
A. geniculatus L.	III, IV	т, *10—15, 19*
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.	III—V	т, *1—19*
Agrostis stolonifera L.	IV	*10—15, 19*
Calamagrostis langsdorffii (Link.) Trin.	IV	*10—15, 19*
C. neglecta (Ehrh.) Gaert., Mey. et Scher.	IV	*10—15, 19*
Eriophorum polystachion L.	I—IV	т, *4—19*
E. russeolum Fries	I—IV	т, *4—19*
E. vaginatum L.	I—IV	т, *4—19*
Eleocharis acicularis (L.) Roem. et Schult.	IV, V	*2, 16, 19*
Carex acuta L.	I—V	т, *2, 4—19*
C. bicolor Bell. ex All.	IV	*10, 11, 19*
C. caespitosa L.	IV	*10, 11, 19*
C. canescens L.	III, IV	т, *19*
C. concolor R. Br.	I—V	т, *1—19*
C. gracilis L.	IV	*19*
C. rostrata Stokes	IV	*19*
C. rotundata Wahlenb.	I—V	т, *2, 10—15, 19*
C. rariflora (Wahlenb.) Smith	V	*3*
Lemna trisulca L.	I—V	т, *1—19*
Juncus arcticus Willd.	III, IV	т, *4—19*
J. filiformis L.	III, IV	т, *4—19*
Rumex aquaticus L.	V	*2*
Sagina procumbens L.	III—V	т, *2, 10—19*
Ceratophyllum demersum L.	V	*2, 3*
Caltha palustris L.	I—V	т, *1—19*
Ranunculus gmelinii DC.	III—V	т, *1, 2, 4—19*
R. hyperboreus Rottb.	I, III—V	т, *1—19*
R. pallasii Schlecht.	I, II, IV	т, *16*
R. repens L.	III, IV	т, *10—15, 19*
R. reptans L.	III—V	т, *2, 3, 4—19*
Batrachium circinatum (Sibth.) Spach.	IV, V	*2, 4, 5, 12, 14, 15*
B. kauffmanii (Clerc.) V. Krecz.	IV, V	*1, 2, 3, 4—15, 19*
B. trichophyllum (Claix) Broch	IV, V	*2, 3—8, 10—15, 19*
Subularia aquatica L.	IV	*19*
Cardamine pratense L.	III, IV	т, *4—17, 19*
Comarum palustre L.	I—V	т, *3, 4—19*
Callitriche hermaphroditica L.	I—V	т, *1—19*
C. verna L.	I—IV	т, *4—17, 19*
Myriophyllum spicatum L.	III—V	т, *1—17, 19*
M. verticillatum L.	V	*1, 3*
Hippuris vulgaris L.	I—V	т, *1—19*
Menyanthes trifoliata L.	IV	*16*
Petasites frigidus (L.) Cass.	I—V	т, *3—19*
P. radiatus (J. F. Gmel.) Toman	I—V	т, *1—19*

Примечание. Местоположения озер (*1—19*) приведены на рисунке; т — вид обнаружен в термокарстовых водоемах всех указанных типов во всех точках.



Основные районы сборов гидрофильных растений в водоемах восточной части Большеземельской тундры.

А — г. Воркута; *Б* — термокарстовые озера на бугристых торфяниках и водоемы в западинах между массивами бугристых торфяников (озера I и II типов); *В* — термокарстовые озера на минеральных грунтах (озера III типа); *Г* — озера с обширными по площади акваториями (озера IV типа — ледниковые и ледниково-подпрудные: *4* — Сядейты, *5* — система озер Дияты, *6* — Бол. Выяты, *7* — Лек-Ямботы, *8* — Янейты-Хасырей, *9* — небольшие по площади акваторий безымянные озера близ оз. Янейты, *10* — Кормовое, *11* — Янейты, *12* — Мал. Панэчаты, *13* — Бол. Панэчаты, *14* — Бол. Сэрататы, *15* — Мал. Сэрататы, *16* — мелководное зарастающее озеро близ пос. Мульда, *19* — Лек-Воркутаты; озера V типа (реликтовые озерные системы): *1* — Вашуткины, *2* — Падимейские, *3* — Харбейские); *17* — озера близ горы Сиро-Юнкомыльк (озера I типа); *18* — озера на склонах хр. Сидэпэ (озера III типа).

речная сеть притоков р. Уса, к которым относятся практически все вытекающие из обследованных озер реки и ручьи (см. рисунок), «пронизывает» около 2/3 территории Большеземельской тундры. Рассматриваемые водораздельные озера являются рефугиумами и важными звеньями этой расселительной системы. Естественно, что большинство вселенцев могло погибнуть из-за менее благоприятных условий обитания по сравнению с условиями их основных ареалов. Но некоторые из этих видов сохранились в силу локальных особенностей отдельных озер и озерных систем. Поэтому наблюдается столь мозаичное распространение очень редких форм в обследованных озерах (например,

Potamogeton gramineus, Ceratophyllum demersum, Isoëtes lacustris, Subularia aquatica, Menyanthes trifoliata и др.).

В зональных типах местообитаний гидрофитов — в термокарстовых озерах и западинах между массивами бугристых торфяников — подобные вселенцы менее обычны. Их разнообразие здесь намного меньше (см. таблицу); ряд форм с преимущественно бореальными и плюризональными ареалами хотя и встречается, но они редки и занимают подчиненное положение в растительных группировках и относятся к второстепенным недоминантным видам. В подобных водораздельных озерах доминирующие позиции занимают гидрофиты с преимущественно северным распространением (арктические, гипоарктические и арктоальпийские, евразийские и циркумполярные), они часто встречаются в самых разных водоемах, обильны в зарослях и участвуют в формировании основных экологических группировок гидрофитов. Заселение зональных типов местообитаний гидрофитов в субарктических тундрах видами-мигрантами из южных регионов, вероятно, ограничено общей неблагоприятной для них экологической обстановкой — распространением малопрогреваемых донных отложений из-за близкого залегания многолетнемерзлых толщ (это ухудшает рост растений и отрицательно сказывается на корневой системе) и преимущественно кислой реакцией из-за господства бугристых торфяников вокруг термокарстовых озер (низкие pH и избытки гуминовых кислот отрицательно влияют на водные растения). Поэтому для большинства вселенцев из южных регионов зональные типы водораздельных озер являются не основными, а скорее второстепенными местообитаниями.

Специфика зарослей гидрофитов различных типов тундровых озер

Термокарстовые озера на бугристых торфяниках и заболоченные западины между массивами бугристых торфяников (озера I и II типов) являются самыми распространенными типами местообитаний гидрофитов; они расположены на вершинах и склонах моренных холмов, в понижениях между ними и заболоченных западинах между массивами бугристых торфяников. На долю первых из них приходится до 30—50% термокарстовых озер в разных точках региона. Озера на торфяниках (25—350 м дл., 1.5—3.5 м гл.) подстилаются многолетнемерзлыми толщами — остатками морен и морскими отложениями раннечетвертичного возраста, на которых позже сформировались торфяники. Донные грунты состоят из торфяной крошки, перемешанной с размываемыми глинисто-песчано-галечниковыми грунтами. К середине июля—середине августа верхняя граница мерзлых грунтов под дном озера опускается на 0.5—1.5 м. Близкое залегание мерзлых толщ обусловливает в течение всего безледного периода уровень прогрева донных отложений не выше 8.9—12.5 °С. Вода летом прогревается до 15.5—22.5 °С.

Заболоченные западины в узких и глубоких (до 3—6 м гл.) расщелинах между краями обрывов бугристых торфяников в отдельных обследованных точках составляют около 20—30% всех термокарстовых водоемов. Они меньше по размерам, чем термокарстовые озера (не более 25—50 м дл.), и сходны с последними по глубине. Ложа западин почти целиком зарастают сфагновыми мхами, заполнены торфом, и лишь в наиболее глубоком месте сохраняется небольшое «блюдце» воды (до 0.5—1.0 м гл.). К концу лета (к середине августа) водоемы нередко полностью пересыхают и обнажаются донные отложения из торфа и отмерших мхов. Температурный режим такой же, как и в других мелких водоемах региона.

В термокарстовых озерах на бугристых торфяниках и в заболоченных западинах между ними выявлена самая бедная флора макрофитов (19 видов). Наиболее характерными для этих озер и обычными являются здесь *Sparganium hyperboreum, Carex acuta, C. rotundata, C. concolor, Comarum palustre, Caltha*

palustris, Eriophorum polystachion, E. vaginatum; реже встречаются *Ranunculus pallasii, Callitriche hermaphroditica, Lemna trisulca, Hippuris vulgaris*; очень редки *Arctophila fulva* и *Ranunculus gmelinii.*

Густота зарослей в термокарстовых озерах на бугристых торфяниках зависит от специфики экологических условий, определяющихся возрастом и эволюционной стадией водоемов. Подобные озера образуются на месте морозобойных трещин и в процессе эволюции проходят несколько стадий. На начальных стадиях (самые молодые водоемы), когда ванна озера еще мелкая (до 0.2—0.3 м гл.), отмечены *Eriophorum polystachion* и *E. vaginatum*, образующие редкие разрастания по всему дну. С возрастом по мере углубления трещин ежегодно и из-за прогрессирующей деградации берегов увеличиваются глубина (до 0.8—1.5 м и более) и площадь водного зеркала (более 1500—10 000 м^2). В озерах с постоянно обваливающимися берегами отмечены только *Carex rotundata, C. concolor, Comarum palustre, Sparganium hyperboreum*; они не образуют обширных разрастаний из-за продолжающейся деградации берегов, а формируют лишь отдельные куртины в прибрежье и на глубине до 0.5—0.7 м. В озерах с наиболее разрушенными берегами глыбы торфа закреплены наземной растительностью и практически не обваливаются. В них отмечено относительно максимальное для подобных местообитаний разнообразие гидрофитов. Выше уреза воды и близ самого берега обнаружены узкие ленточные группировки из *Carex acuta, C. concolor, C. rotundata* с редкими куртинами *Callitriche hermaphroditica, Caltha palustris* и вкраплениями *Comarum palustre* (ширина этих зарослей 0.5—3.5 м); они обрамляют по периметру такие водоемы. На скоплениях перемытых обвалившихся береговых торфов обильны разрастания *Hippuris vulgaris, Comarum palustre, Carex concolor* и *Sparganium hyperboreum* (нередко они образуют лугоподобные группировки). На заросших сфагновыми мхами и *Fontinalis antipyretica* Hedw. прибрежных скоплениях торфов встречаются заросли из *Ranunculus pallasii, Eriophorum vaginatum, E. polystachion* и *Sparganium hyperboreum*. На дне озер по всей центральной части акваторий на глубинах до 0.9—2.0 м встречаются отдельные экземпляры *Sparganium hyperboreum* и *Hippuris vulgaris*. В водной толще обычна *Lemna trisulca*. На самых поздних стадиях эволюции таких озер, когда практически вся озерная ванна заполнилась торфом и по этой причине глубина уменьшилась до 0.5—0.7 м, набор видов в большинстве из них очень беден, встречаются только 3 гидрофита — *Sparganium hyperboreum, Carex concolor* и *Comarum palustre*.

Специфика зарослей водных и околоводных растений в западинах между бугристыми торфяниками отличается от группировок в рассмотренных выше озерах. Из гидрофитов здесь обнаружены *Carex concolor, Sparganium hyperboreum, Caltha palustris, Comarum palustre, Ranunculus pallasii, R. hyperboreus, Eriophorum polystachion.* Поскольку западины зарастают сфагновыми мхами, *Fontinalis antipyretica, Calliergon giganteum* (Scimp.) Kindb., *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Monkem., *D. exannulatus* (Br., Sch. et Gmb.) Warnst. и др., все гидрофиты формируют разрастания на подушках из мхов. Настоящих зарослей в узком смысле слова нет, а обнаружены отдельные растения или куртины, хаотично разбросанные по поверхности мхов. Чаще других встречаются *Carex concolor* и *Sparganium hyperboreum*.

Термокарстовые озера на минеральных грунтах (озера III типа) образовались в основном на вершинах и склонах моренных холмов, сложенных песчано-галечниковыми, глинисто-песчаными (с валунами) отложениями, в результате развития морозобойных трещин на подверженной ветровой эрозии поверхности почвы и в ложбинах стока, на заболоченных участках, где идет временный сток и нет торфонакопления. Озера на минеральных грунтах на этих участках ландшафтов составляют не менее 25—35% всех мелких водоемов. По размерам площади акваторий, глубине и темпера-

турным условиям они сходны с термокарстовыми озерами на торфяниках. В них распространены песчано-глинистые и глинисто-илистые с галькой грунты. В течение безледного периода граница залегания мерзлых грунтов опускается на 1.5—2.0 м от поверхности дна.

В целом флора водных и околоводных высших растений в таких водоемах намного разнообразнее (36 видов), чем в термокарстовых озерах на бугристых торфяниках и в западинах. Самыми распространенными и наиболее массовыми являются *Equisetum arvense, Sparganium hyperboreum, Potamogeton alpinus, P. berchtoldii, P. pectinatus, Triglochin palustre, Arctophila fulva, Carex acuta, C. concolor, C. rotundata, Eriophorum polystachion, E. vaginatum, Juncus arcticus, Ranunculus hyperboreum, R. gmelinii, R. reptans, Callitriche hermaphroditica, Hippuris vulgaris, Petasites frigidus.* К редким для этих водоемов видам относятся *Equisetum palustre, Potamogeton perfoliatus, Alopecurus aequalis, A. geniculatus, Eriophorum russeolum, Lemna trisulca, Juncus filiformis, Caltha palustris, Myriophyllum spicatum.*

Степень разнообразия гидрофитов и характер зарослей в различных озерах этого типа зависят от положения водоемов в рельефе и площади акваторий. Самый разнообразный состав (встречаются практически все отмечаемые здесь гидрофиты) и хорошо выраженные заросли водных и околоводных растений свойственны небольшим по площади акватории (до 0.5—5.0 га) бессточным озерам, расположенным на вершинах водораздельных холмов, с пологими задернованными берегами. Из-за малых размеров в них менее сказывается губительное действие волнобоя, характерного для обширных по площади водных экосистем тундрового региона. Различаются некоторые группировки гидрофитов: околоводный пояс в зоне колебания уровня воды в течение безледного периода, заросли в узкой полосе вдоль уреза воды, разрастания макрофитов на мохово-злаковых и мохово-осоковых сплавинах, прибрежные заросли и разрастания в центральной части водоемов.

Околоводный пояс, состоящий из *Equisetum arvense, Triglochin palustre, Arctophila fulva, Carex acuta, C. concolor, Eriophorum polystachion, E. vaginatum, Ranunculus gmelinii, R. hyperboreus* и *Hippuris vulgaris*, развивается на задернованных и разрушаемых участках береговых склонов (ширина зарослей до 2.5—25.5 м). На береговых склонах обычны лугоподобные чистые группировки из *Arctophila fulva, Carex acuta, C. concolor, Eriophorum polystachion* или *E. vaginatum* либо смешанные заросли в разных сочетаниях из произрастающих здесь гидрофитов. Для этих озер крайне характерен очень узкий (0.5—2.5 м) пояс зарослей по самому урезу воды из доминирующих осок и *Arctophila fulva* с небольшой примесью *Ranunculus hyperboreus*, *R. gmelinii* и *Hippuris vulgaris*. На плотных грунтах прибрежных мелководий обычны «арктофиловые луга» и обширные разрастания *Sparganium hyperboreum, Hippuris vulgaris* и *Ranunculus hyperboreus* с примесью *Potamogeton alpinus, P. berchtoldii* и *P. pectinatus* (ширина пояса до 10—25 м, глубина распространения до 0.5—1.5 м). Вдоль заболоченных берегов в околоводном поясе к указанным выше видам добавляются *Comarum palustre, Triglochin palustre* и ряд редких видов, образуются злаково-моховые сплавины из *Alopecurus aequalis, Arctophila fulva* и *Scorpidium scorpioides* (Hedw.) Limpr., *Fontinalis antipyretica, Drepanocladus aduncus* и др. (ширина пояса до 2.5—15.5 м, глубина распространения до 0.1—0.4 м). На прибрежных сплавинах отмечены куртины из осок и *Hippuris vulgaris*; прибрежные группировки на мелководьях начинаются на глубинах более 0.3—0.5 м. В центральных частях акваторий таких озер распространены куртины и одиночные экземпляры рдестов, арктофилы, водяной сосенки и *Myriophyllum spicatum*.

Совершенно иные состав флоры и характер зарослей в подобных озерах с большими площадями акваторий (более 5—10 га), цепочках проточных водоемов на склонах моренных холмов и в полосах стока, где заметно влияние активной эрозии берегов. Постоянный волнобой, резкие колебания уровня

воды в безледный период и сильный проток весной вызывают частые обвалы и размывание берегов. Поэтому здесь практически не выражены околоводный пояс и прибрежные заросли, отсутствуют *Juncus arcticus* и *J. filiformis, Carex acuta* и *C. rostrata*, ряд других редких видов, обычны же единичные, случайно сохранившиеся растения и куртины *Petasites frigidus, Caltha palustris, Eriophorum polystachion, Arctophila fulva, Callitriche hermaphroditica.* Они занимают полосу выше уреза воды шириной до 0.5—1.5 м. В прибрежье и центральной части подобных озер распространены единичные растения и куртины *Sparganium hyperboreum, Arctophila fulva,* рдесты.

Среди термокарстовых озер встречаются водоемы смешанного происхождения (около 15—25% всех водоемов зональных типов), расположенные на границе между бугристыми торфяниками и склонами моренных холмов. Часть их берегов сложена моренными глинисто-песчано-галечниковыми, а часть — торфянистыми отложениями. Такой же смешанный характер носят и донные отложения. Поэтому состав флоры и характер зарослей в таких озерах зависят от типа грунтов: на торфяных отложениях и вблизи берегов, образованных бугристыми торфяниками, они аналогичны термокарстовым озерам на торфяниках, а на глинисто-песчаных и глинисто-галечниковых отложениях распространены группировки, сходные с таковыми озер на минеральных грунтах.

Ледниковые, ледниково-подпрудные озера между моренными холмами и реликтовые озера с большими по площади акваториями (озера IV и V типов) — характерные элементы ландшафтов региона. Они расположены в вытянутых долинах между мощными моренными грядами. Площадь водного зеркала таких водоемов более 1—1.5 км^2; большинство из них в глубину достигают 6.5—15.6 м (реже глубже) и являются истоками крупных непересыхающих ручьев и рек. Подробная их характеристика дана в монографии Л. П. Голдиной (1972).

В озерах этих генетических типов обнаружены самая богатая флора околоводных и водных растений в регионе и сходные закономерности формирования зарослей, причем их разнообразный состав характерен для всех выделяемых экологических группировок гидрофитов. Однако число видов в составе флор каждой из двух групп водоемов неодинаково: в группе озер IV типа выявлено 56 видов, тогда как в водоемах V типа произрастает всего 36. Важно подчеркнуть, что в озерах IV типа обнаружено 10 видов (*Isoëtes lacustris, Potamogeton lucens, P. obtusifolius, Argostis stolonifera, Calamagrostis langsdorfii, C. neglecta, Carex bicolor, C. cespitosa, C. gracilis, Subularia aquatica, Menyanthes trifoliata*), а в озерах V типа — 5 видов (*Potamogeton gramineus, Carex rariflora, Rumex aquaticus, Ceratophyllum demersum, Myriophyllum verticillatum*) гидрофитов, не найденных в других водоемах.

В этих озерах хорошо выражены пояса околоводной и водной растительности с неодинаковым набором видов, выявлены пределы распространения отдельных видов, различия в составе растительных группировок на разных грунтах и в озерах с неодинаковой морфологией озерных ванн.

Комплекс околоводной растительности развивается в основном на участках эродированных береговых склонов, временно затопляемых весной в паводок и обсыхающих летом в межень, близ устьев впадающих в озера небольших ручьев, в кутовых частях заливов. Ширина пояса околоводной растительности достигает 35.5—155.5 м. На обрывистых берегах ширина пояса околоводной растительности зависит от крутизны берегового склона и колеблется от 0.3 (наиболее крутые и обрывистые склоны) до 1.5—15.5 м (менее обрывистые и слегка эродированные склоны).

Состав околоводных группировок зависит от структуры грунтов. На плотных песчано-галечниковых и песчано-глинисто-галечниковых грунтах и близ устьев впадающих в озера небольших ручьев обычны группировки из *Equisetum*

arvense, E. palustre, Triglochin palustre, злаков, *Carex acuta, C. bicolor, C. caespitosa, C. concolor, C. rotundata,* ситников, *Caltha palustris, Ranunculus gmelinii, R. reptans, R. hyperboreus, Petasites frigidus, P. radiatus.* Совершенно иные ассоциации развиваются на илисто-глинистых грунтах с обилием остатков отмерших прошлогодних гидрофитов. В течение всего безледного периода эти участки берегового склона избыточно увлажнены, часто встречаются выходы подземных вод. Здесь преобладают *Comarum palustre, Hippuris vulgaris, Caltha palustris,* злаки, *Sparganium hyperboreum,* лютики. На низких участках береговой зоны, где постоянно застаивается вода или распространены приозерные болота, видовой состав гидрофитов еще менее обилен: встречаются в основном мхи (*Drepanocladus aduncus, D. exannulatus, Calliergon giganteum* и другие), сабельник, калужница, осоки; характерны лугоподобные ассоциации *Arctophila fulva, Carex acuta, C. concolor, C. rotundata, Caltha palustris* с примесью *Hippuris vulgaris*, лютиков, *Callitriche hermaphroditica* и *C. verna.* На отдельных участках околобереговой зоны они занимают до 0.5—2.5 га.

Эти озера — относительно молодые водоемы с мало эродированными береговыми склонами, их берега крутые и обрываются в воду; площади размытых, пологих и заболоченных берегов незначительные. Поэтому пояс околоводной растительности — нетипичная экологическая группировка гидрофитов в этих озерах, она занимает не более 0.1—25% области берегового склона. Лишь вокруг озер с наиболее эродированными склонами (например, Кормовое, Бол. Дияты) обнаружены максимальные площади береговой зоны, занятые околоводной растительностью (до 35—45%).

После спада уровня воды с середины лета (с середины июля) вдоль уреза формируется своеобразный узкий бордюрный пояс гидрофильных растений (его ширина не более 0.5—2.5 м), опоясывающий практически всю кромку воды в озерах. На плотных песчано-глинистых и песчано-галечниково-глинистых отложениях произрастают злаки, *Carex concolor* и *C. rotundata*; на низменных участках с заиленными грунтами доминируют эти же осоки, *Arctophila fulva* и пушицы. Такие группировки обнаружены вокруг всех обследованных озер данной группы, они занимают до 35—75% площади береговой зоны вдоль уреза воды.

Состав группировок и характер зарослей водной растительности полностью зависят от морфологии озерных ванн, типов грунтов и подверженности губительному влиянию волнобоя.

В самых мелких озерах (Лек-Воркутаты, Мал. Панэчаты, Янейты-Хасырей, Бол. Выяты, в ряде безымянных озер, соединенных с оз. Дияты) из-за наибольшего губительного влияния волнобоя и перетирающего воздействия переотлагаемых донных отложений отмечено минимальное разнообразие гидро- и гидатофитов. Наиболее типичны для таких озер *Arctophila fulva, Carex concolor, Hippuris vulgaris, Sparganium hyperboreum,* образующие в прибрежье либо «луга», либо смешанные заросли из куртин и единичных растений между ними. Из менее обычных следует отметить *Myriophyllum spicatum, Potamogeton alpinus, P. berchtoldii, P. pectinatus, P. perfoliatus, P. subretusus.* В этих водоемах отмечены не найденные в более глубоких озерах *Subularia aquatica* (оз. Лек-Воркутаты) и *Menyanthes trifoliata* (безымянный сор близ пос. Мульды). Бóльшая часть таких озер имеет сток и не заболачивается. Поэтому на центральных участках акваторий заросли в узком смысле слова отсутствуют: встречаются единичные растения *Arctophila fulva, Carex concolor, Hippuris vulgaris, Sparganium hyperboreum, Myriophyllum spicatum, Potamogeton alpinus, P. berchtoldii, P. pectinatus, P. perfoliatus, P. subretusus.*

В бессточных, мелких, интенсивно заболачиваемых озерах, например в безымянном соре (0.8—1.0 км в диам., до 1.5—2.5 м гл.) близ пос. Мульда, обнаружена бедная флора гидрофильных растений. Она представлена обычными в мелких тундровых озерах других групп видами (см. выше); из очень редких

следует отметить *Menyanthes trifoliata* и *Eleocharis acicularis*. Под обрывами вдоль моренных холмов на сфагновых сплавинах отмечены разрастания *Carex concolor, Ranunculus pallasii, Menyanthes trifoliata, Hippuris vulgaris*. Вдоль низких заболоченных берегов и пологих моренных холмов формируются мохово-сабельниково-осоково-вахтовые сплавины, а под обрывами бугристых торфяников — сплавины из осок, сабельника и разнотравья на обвалившихся торфяных глыбах. Ширина сплавин достигает 100—350 м. Вдоль берегов, где нет сплавин, за характерным для ледниковых озер узким бордюром из осок (преимущественно *Carex acuta, C. concolor, C. rotundata*) на песчано-глинистых отложениях с обилием остатков отмершей растительности отмечены заросли *Sparganium hyperboreum, Menyanthes trifoliata* и мха *Scorpidium scorpioides*. Центр акватории занят куртинами и единичными экземплярами *Sparganium hyperboreum, Arctophila fulva, Hippuris vulgaris* и *Menyanthes trifoliata*, дно — обширными зарослями мха *Scorpidium scorpioides*.

В озерах глубже 3.5 м прибрежный комплекс формируется только на мелководьях вдоль подветренных берегов (в основном в тех озерах, где полоса с глубинами 0.1—2.5 м достигает ширины более 30—150 м), в мелководных заливах и протоках, соединяющих озера между собой, вблизи устьевых участков небольших ручьев. Существенных различий по составу зарослей в обследованных озерах не обнаружено. Показательно, что бóльшая часть редких в водораздельных озерах гидрофитов обнаружена именно на прибрежных мелководьях, видимо, из-за наиболее благоприятных для этих гидрофитов условий обитания (самого высокого уровня прогрева водной толщи, разнообразия типов грунтов, минимального влияния или отсутствия волнобоя). На разных грунтах формируются либо разреженные и густые «луга» из *Arctophila fulva* с примесью *Potamogeton alpinus, P. pectinatus, P. perfoliatus, Myriophyllum spicatum* и *Lemna trisulca*, либо очень густые заросли из рдестов, урути, ряски, шелковников, *Callitriche hermaphroditica*, изредка с примесью *Hippuris vulgaris*. В основном прибрежные заросли распространены вдоль береговой линии на удалении от уреза воды на 25.5—125.5 м. Площадь этих зарослей в озерах зависит от ширины мелководной зоны: обнаружены заросли площадью до 0.1—2 га; в целом же в разных озерах они могут занимать до 5—55% площади заливов и проток.

В прибойной зоне на песчано-галечниковых пляжах, наветренных косах и мысах растений нет; они обнаружены только на глубине более 0.5—0.7 м, в 20—30 м от берега (это в основном *Arctophila fulva, Potamogeton perfoliatus, P. obtusifolius, P. lucens, P. pectinatus* и др., *Myriophyllum spicatum*).

В этих озерах далее области прибрежных мелководий следует зона резкого падения глубины, и поэтому основная часть озерных ванн заполнена малопрогреваемыми водными слоями (глубже 4.0—4.5 м температура воды редко поднимается выше 8.0—14.5 °C). Видимо, поэтому малопрогреваемые водные слои центральной части акваторий не заселяются гидрофитами, распределение которых ограничено 2.5—4.5-метровой прибрежной областью.

Заключение

Гетерогенность флоры гидрофитов и аллохтонность последней отражают общие черты и закономерности формирования растительного покрова рассматриваемого региона, освободившегося от покровных ледников и вод холодных северных морей в послеледниковье. Аллохтонность, смешанный состав гидрофитов и доминирование вселенцев из районов континентальной суши вне области оледенения (35.5% видов с преимущественно северным распространением (16 видов), 64.5% видов с плюризональными и бореальными ареалами (45 видов)) явились результатом миграций сюда высших водных и околоводных растений в послеледниковье, вероятно, особенно широко рас-

пространенных в период голоценового климатического максимума. Представители аборигенных флористических комплексов вторично заселили регион из водных экосистем перигляциальных ландшафтов и территорий, не затронутых оледенениями и морскими трансгрессиями.

Такое вселение в водораздельные озера имело свою специфику. Оно шло в основном в интразональные типы водоемов (ледниковые, ледниково-подпрудные, реликтовые смешанного генезиса) с наиболее благоприятными для гидрофитов-вселенцев условиями обитания и максимальным разнообразием биотопов. В пользу такого предположения свидетельствует обнаруженное в этих водоемах самое высокое разнообразие высших водных и околоводных растений. Вселение же гидрофитов-мигрантов из южных регионов континентальной суши в мелкие водоемы зональных типов (термокарстовые озера на бугристых торфяниках и минеральных грунтах, западины между массивами бугристых торфяников) было крайне ограничено неблагоприятной для них экологической обстановкой (близким залеганием мерзлых грунтов, распространением торфов и кислой реакции воды), что ухудшало условия роста растений.

В послеледниковье на водоразделах, ныне занятых южными тундрами, лесотундрой и крайней северной тайгой, происходили неоднократные смены растительных формаций. Чаще на водоразделах господствовали растительные группировки, характерные для кислых грунтов (лесные биоценозы с участием ели и березы), либо они были заняты обширными заболоченными понижениями, в том числе с массивами бугристых торфяников (Пьявченко, 1955; Никифорова, 1982). Видимо, из-за постоянного доминирования на водоразделах «кислых» субстратов сохранение гидрофитов-вселенцев было возможным, кроме долин рек (Вехов, 1991), только в озерах и озерных системах интразональных типов. Поэтому их следует считать своеобразными рефугиумами для гидрофитов-вселенцев. Отсюда они могли расселяться по системам ручьев и рек и осваивать новые биотопы при улучшении экологических условий в периоды потеплений климата, о чем свидетельствуют современная специфика распространения высших водных и околоводных растений и приуроченность многих из них к долинам рек (Хантимер, 1964; Ребристая, 1977; Вехов и др., 1986; Вехов, 1991). Интенсификация расселения гидрофитов-вселенцев из таких озер-рефугиумов по вытекающим из них водотокам была возможной при потеплениях климата и связанных с ними замедлениях темпов развития бугристых торфяников. Наоборот, сокращение ареалов гидрофитов на водоразделах (вероятнее всего, из-за вымирания в ранее заселенных биотопах) происходило при похолоданиях климата и увеличении площадей бугристых торфяников. К близким выводам пришел B. Fredskild (1992) при изучении современных ареалов 31 вида лимнофитов и их остатков в голоценовых отложениях Гренландии.

Состав и степень обилия гидрофитов в зарослях водораздельных озер зависят прежде всего от разнообразия биотопов, типов грунтов, подверженности биотопов влиянию волнобоя и условий прогрева водной толщи. На водоразделах максимальное разнообразие гидрофитов наблюдается в тех озерах, где выражены главные биотопы высших водных и околоводных растений и распространены продуктивные заиленные грунты (песчано-глинистые, песчано-глинисто-илистые). Распространение цветковых растений по глубине в озерах ограничено 2.5—4.5-метровым горизонтом, что связано с низким прогревом водной толщи. Минимальное разнообразие гидрофитов характерно для мелководных озер зональных типов с самыми неблагоприятными условиями существования высших водных и околоводных растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вехов Н. В. Гидро- и гидатофиты Воркутинского промышленного района (восток Большеземельской тундры): состав и динамика расселения в естественных биотопах // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 6. С. 852—859.

Вехов Н. В., Кулиев А. Н., Морозов В. В. Новые и редкие виды высших водных и околоводных растений на востоке Большеземельской тундры // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1919—1920.

Голдина Л. П. География озер восточной части Большеземельской тундры. Л., 1972. 101 с.

Катанская В. М. Высшая водная растительность озер Большеземельской тундры // Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар, 1970. С. 265—270.

Кочанова Э. И. Макрофиты и их продукция в озерах Харбейской системы // Продуктивность озер восточной части Большеземельской тундры. Л., 1976. С. 79—89.

Никифорова Л. Д. Динамика ландшафтных зон голоцена северо-востока европейской части СССР // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М., 1982. С. 154—162.

Пьявченко Н. И. Бугристые торфяники. СССР. М., 1955. 277 с.

Ребристая О. В. Флора востока Большеземельской тундры. Л., 1977. 334 с.

Флора и фауна водоемов европейского севера на примере озер Большеземельской тундры. Л., 1978. 192 с.

Хантимер И. С. Водная растительность р. Усы // Изв. Коми филиала Геогр. о-ва СССР. 1964. № 9. С. 55—60.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Fredskild B. The Greenland lymnophytes — their present distribution and Holocene history // Acta Bot. Fenn. 1992. N 144. P. 93—113.

Всероссийский научно-исследовательский
институт охраны природы
Знаменское—Садки

Получено 18 I 1994

SUMMARY

The results of long-term investigation of vascular plants in the watershed lakes of the eastern part of the Bolshezemelskaya tundra, north-eastern part of the European Russia were discussed. The geterogeneity and allochtonous character of flora of vascular plants which affected general features of formation of vegetation in this region has been exposed. Allochtonous character and mixed composition of the hydrophytes as well as the domination of immigrants from continental lands, lying outside the glaciation areas (16 species or 35.5% of mainly northern ranges and 45 species or 64.5% with plurizonal and boreal ranges) were the result of migrations of wetland plants to modern Subarctic in Post Glaciation times; apparently, these processes were very widespread in period of climatic maximum. Representatives of aboriginal floristic complexes were preserved from the epoch of primary tundra landscapes or secondarily shifted in this region from water ecosystems of periglacial landscapes and territories not affected by ice cover and marine transgressions. Maximum diversity of high water and hydrophytous plants has been found in interzonal types of water system — glacial-regulared, relict lakes with most favourable environments for hydrophytes-immigrants and with maximum diversity of biotopes. Evidently, these systems have been the refuges for hydrophytes-immigrants. Minimum diversity of hydrophytes is characteristic of shallow lakes of zonal types (thermokarst lakes) with the most infavourable environments.

УДК 581.524.31

В. П. Кириллова

ДИНАМИКА ВИДОВОГО СОСТАВА ТРАВОСТОЯ НА СЕЯНЫХ ЛУГАХ ДЛИТЕЛЬНОГО ПОЛЬЗОВАНИЯ

V. P. KIRILLOVA. THE DYNAMICS OF SPECIES COMPOSITION IN SOWN MEADOWS OF UNDER CONTINUOUS USAGE

На основании многолетних наблюдений за развитием травостоя на сеяных бобово-злаковых лугах длительного пользования установлена динамика видового состава и урожая надземной массы. Через 18 лет после посева на удобряемом варианте травосмеси при двукратном скашивании сохранился злаковый травостой, преобладают флуктуационные изменения, но идут и эндодинамические. В варианте опыта без внесения удобрений превалирует сукцессионная динамика (сингенез); травосмесь приобретает черты суходольного луга.

Крупным резервом в кормопроизводстве является преобразование малопродуктивных природных кормовых угодий в высокоурожайные культурные сенокосы и пастбища. Хорошие природные луга, за которыми систематически ухаживают, на Северо-Западе России дают урожай сена 25—30 ц/га, а сеяные сенокосы — 60—80 ц/га. Сеяные простые (малокомпонентные, 3—5 видов) луга при правильном длительном использовании дают высокий урожай в течение многих лет (Иванов, 1975).

В 1975 г. на научно-опытной станции «Отрадное» (Приозерский р-н Ленинградской обл.) Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН на месте суходольного луга был произведен посев бобово-злаковой травосмеси на удобренном (высоком) и неудобренном (низком) агрофонах. Эти сеяные луга не только представляли практический интерес (урожай, экономические затраты и др.), но и служили моделью для решения таких вопросов, как влияние минеральных удобрений на длительность жизни отдельных компонентов, на изменение видового состава и структуры травостоя, особенности перехода сеяных лугов в залежи, а затем в естественные луга.

Материал и методика

В конце июля 1974 г. был распахан участок суходольного мелкозлаково-разнотравного луга на супесчаной и суглинистой дерново-подзолистых почвах. После вспашки и дискования на часть участка площадью 3.7 сотки внесли навоз (20 т/га) и известь (3 т/га). Полосу размером 4.5 сотки оставили без улучшения. В мае 1975 г. на обоих участках был произведен посев бобово-злаковой травосмеси, состоящей из *Trifolium pratense, T. hybridum, Alopecurus pratensis, Dactylis glomerata, Festuca pratensis, Phleum pratense.*[1] Плотность посева семян — около 3000 шт. на 1 м^2.

[1] Латинские названия растений приведены по сводке «Сосудистые растения СССР» (Черепанов, 1981).

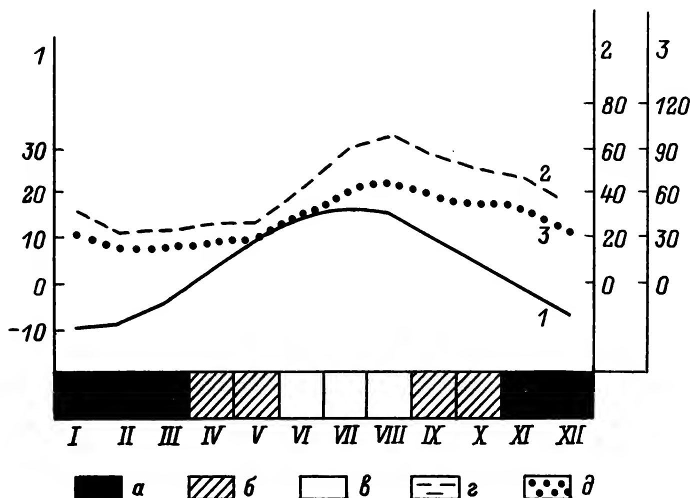


Рис. 1. Климадиаграмма по средним многолетним данным (1956—1980 гг.) метеоточки в Отрадном.

1 — среднемесячная температура, °C; *2, 3* — количество выпавших осадков, мм (согласно осям координат *2, 3*). Периоды: *а* — со среднесуточной температурой воздуха ниже 0, *б* — с абсолютной минимальной температурой ниже 0, *в* — безморозный период, *г* — сухой, *д* — абсолютной засухи. По оси абсцисс — месяцы наблюдений.

В 1976—1977 гг. на участок травосмеси на высоком (удобренном) агрофоне вносили минеральные удобрения из расчета по действующему началу в кг/га: $P_{90}K_{100}$, а с 1978 г. (на 3-й год пользования) вследствие больших выпадов клеверов вносили полное удобрение — $N_{100}P_{90}K_{100}$. Удобрения вносили дважды в год — 60% нормы весной и 40% по отаве в конце июля.

Проводилось двукратное скашивание участков — в конце июня и в конце августа—начале сентября. С 1983 г. отава на участке бобово-злаковой травосмеси на низком агрофоне не скашивалась вследствие низкого урожая.

Развитие травостоя на вышеуказанных участках в течение первых 5 лет (1976—1980 гг.), изменение физиологически действующих режимов среды под влиянием внесения минеральных удобрений описаны В. Н. Макаревич и Ю. В. Титовым (1987). В данной статье материал по видовому составу и продуктивности травостоя на этих участках за 1976—1980 гг. взят из этой работы.

Нами же в 1985, 1990 и 1993 гг. были проведены циклы исследований по динамике травостоя на участках бобово-злаковой травосмеси на низком агрофоне и на высоком на супесчаной почве (т. е. через 10, 15 и 18 лет после посева травосмеси).[2]

Для исследования видового состава и структуры травостоя использовали определение встречаемости видов по методу Раункиера и укосный метод. На каждом участке обследовали по 50 площадок Раункиера. В конце июня, т. е. перед скашиванием травостоя, и в конце августа (отава) срезали по 8 площадок размером по 0.25 м^2. Укосы разбирали по видам или по хозяйственным группам, высушивали до абсолютно сухой массы и взвешивали.

Погодные условия

За годы наблюдений в погодных условиях отмечены значительные отклонения, особенно по сумме и распределению осадков, о чем свидетельствуют

[2] В 1985 г. сбор материала и его обработка проводились А. О. Джалиловой и В. П. Кирилловой, в 1990 и 1993 гг. — В. П. Кирилловой.

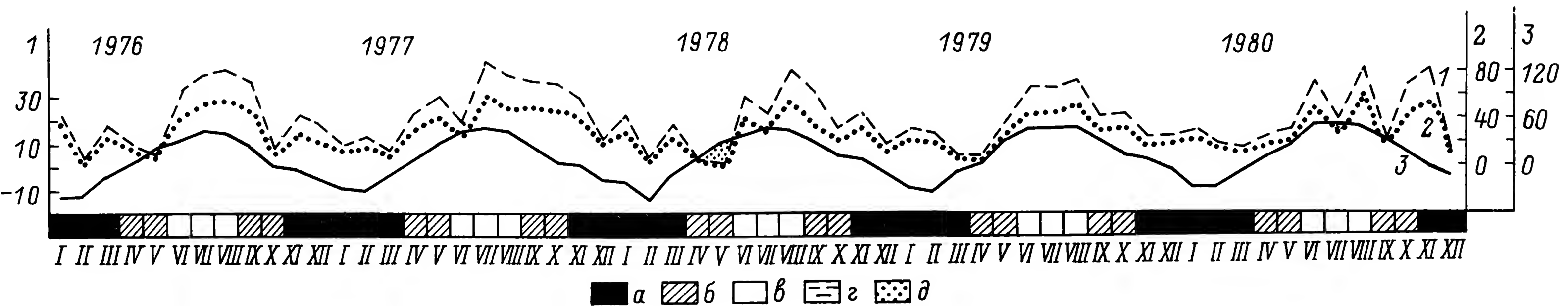


Рис. 2. Климадиаграмма за 1976—1980 гг.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

ТАБЛИЦА 1

Степень участия видов в травостое на участке бобово

Виды	Встречаемость по Раункиеру, %			Плотность побегов, экз./м^2			
	1976	1980	1990	1976	1980	1985	1990
Высеянные виды							
Alopecurus pratensis	54	100	96	184	303	460	475
Dactylis glomerata	90	84	56	402	248	135	71
Festuca pratensis	90	84	24	164	194	67	59
Phleum pratense	100	68	4	508	345	16	1
Trifolium hybridum	98	8	4	171 (128)	< 1	—	8 (11)
T. pratense	88	94	4	127 (82)	73 (465)	—	< 1
Виды местной флоры							
Achillea millefolium	10	52	96	(< 1)	(97)	(981)	(789)
Agrostis tenuis	32	92	100	40	1178	1977	1230
Alchemilla monticola	88	100	76	(4)	48 (614)	42 (417)	12 (130)
Anthoxanthum odoratum	56	100	100	57	679	879	777
Campanula patula	8	40	4	< 1	22	2	1
Cerastium holosteoides	4	64	—	< 1	16	35	—
Festuca rubra	6	24	20	16	6	7	239
Geranium sylvaticum	36	56	68	(< 1)	9	32 (57)	10 (70)
Hieracium umbellatum	—	—	24	—	—	1	5 (34)
Hypericum maculatum	—	—	8	—	—	—	2
Lathyrus pratensis	—	—	20	—	—	21	42
Leontodon autumnalis	—	4	40	—	(27)	(150)	(94)
Luzula multiflora	—	—	32	—	—	14	18 (29)
Myosotis arvensis	16	16	—	< 1	< 1	—	—
Poa pratensis	—	—	4	—	—	3	1
Ranunculus auricomus	10	12	6	(< 1)	1 (8)	2 (81)	6 (20)
Rumex acetosa	10	100	60	6 (17)	9 (70)	3 (120)	2 (97)
Rumex acetosella	6	20	—	(< 1)	11 (71)	2	—
Taraxacum officinale	14	76	64	(< 1)	15 (5)	5 (86)	7 (38)
Trifolium repens	74	96	68	26 (262)	1 (80)	2 (54)	14 (140)
Veronica chamaedrys	—	—	16	—	—	—	22
V. officinalis	—	—	4	—	—	5	2
Vicia cracca	8	24	32	2	< 1	2	15
V. sepium	—	—	12	—	—	—	15
Viola canina	—	—	4	—	—	—	10

Примечание. Здесь и в табл. 2, 3 в скобках приведено число листьев; в табл. 1, 2 «—» — отсутствие растений

приведенные климадиаграммы (рис. 1, 2), составленные по Вальтеру—Госсену (Walter, 1955).

В 1976 г. холодное и сырое лето сменилось холодной осенью с ранними заморозками. Осадков выпало в 1.5 раза больше средней многолетней суммы. Развитие трав задерживалось из-за низкой температуры воздуха и почвы.

В 1977 г. отрастание началось в середине апреля, т. е. на неделю позже обычного. Май отличался теплой и влажной погодой, редкими заморозками, что благоприятствовало развитию и росту растений. В течение лета ход среднесуточных температур приближался к средним многолетним. Осадков выпало больше нормы, но их распределение было близко к среднемноголетнему, т. е. 52.5% от годовой нормы осадков выпало в июле—сентябре. Продуктивность растений была хорошей.

В 1978 г. весна была ранней и затяжной. Активный рост растений начался в середине мая. Вследствие сухой погоды в мае и в 1-й декаде июня (рис. 2) верхние слои почвы стали иссушаться, растения в июне испытывали недостаток влаги. Рост трав задерживался. Лето было прохладным (среднемесячные температуры июня, июля и августа были на 1.5 °С ниже нормы), с достаточным количеством осадков.

Степень генеративности, %				Масса побегов, г/м^2				% от общей массы			
1976	1980	1985	1990	1976	1980	1985	1990	1976	1980	1985	1990
1.1	89.8	5.9	2.3	11.9	51.8	94.1	68.2	3.0	14.9	24.3	24.2
12.4	13.7	8.1	1.4	70.0	33.8	18.0	8.9	17.9	9.7	4.5	3.2
48.8	27.3	34.3	18.6	30.6	19.2	8.2	7.1	7.8	5.5	2.1	2.5
33.3	11.6	12.5	0	104.0	31.1	2.1	< 0.1	26.6	8.9	0.5	< 0.1
53.2	0	—	12.5	66.4	—	—	1.8	17.0	—	—	0.6
9.4	1.4	—	100	88.0	29.9	—	< 0.1	22.5	8.8	—	< 0.1
0	0	0	0	< 0.1	2.8	22.5	17.5	< 0.1	0.8	5.8	6.2
25.0	46.7	35.2	17.7	1.5	70.4	98.1	58.8	0.4	20.2	25.3	20.9
0	55.0	25.2	60.9	0.7	43.4	46.5	12.2	0.2	12.4	12.1	4.3
89.4	70.5	64.3	44.8	5.4	30.8	48.7	36.3	1.4	8.8	12.6	12.9
55.0	100	100	100	< 0.1	2.8	0.1	0.2	< 0.1	0.8	< 0.1	< 0.1
100	100	100	—	< 0.1	0.5	1.1	—	< 0.1	0.1	0.3	—
0	0	28.6	0	0.4	0.3	0.1	15.7	0.1	< 0.1	0.1	5.6
100	100	62.7	52.4	0.1	8.5	31.3	9.8	< 0.1	2.4	8.1	3.5
—	—	0	75.0	—	—	0.1	2.0	—	—	< 0.1	0.7
—	—	—	50.0	—	—	—	0.7	—	—	—	0.2
—	—	19.0	0	—	—	4.7	6.1	—	—	1.2	2.3
—	0	0	0	—	0.5	1.2	1.3	—	0.1	0.3	0.5
—	—	85.7	58.6	—	—	1.4	6.9	—	—	0.4	2.5
100	100	—	—	< 0.1	0.1	—	—	< 0.1	< 0.1	—	—
—	—	12.5	0	—	—	0.5	0.2	—	—	0.1	< 0.1
0	0	2.5	33.3	< 0.1	0.2	1.4	1.8	< 0.1	< 0.1	0.4	0.6
0	50.0	4.8	31.6	3.1	4.2	1.6	3.0	0.7	1.2	0.4	1.1
0	50.0	100	—	< 0.1	5.6	0.2	—	< 0.1	1.6	0.1	—
0	0	11.2	15.0	< 0.1	6.0	3.4	3.6	< 0.1	1.7	0.9	1.3
100	100	54.0	27.1	5.9	1.2	0.8	7.9	1.5	0.2	0.2	2.9
—	—	—	80.0	—	—	—	1.6	—	—	—	0.6
—	—	60.0	0	—	—	0.3	0.3	—	—	0.1	0.1
50.0	0	50.0	43.6	0.9	0.1	0.2	3.6	0.3	< 0.1	0.1	1.3
—	—	—	33.3	—	—	—	2.4	—	—	—	0.9
—	—	—	50.0	—	—	—	1.7	—	—	—	0.6

в сообществе.

В 1979 г. ход температурной кривой и осадков был аналогичен их средним многолетним данным, но июнь был немного теплее июля. В июле преобладала умеренно теплая погода с частыми дождями, а в августе — с ливневыми. Продуктивность луговых трав была хорошей. В сентябре отмечалась теплая погода с редкими заморозками и умеренными осадками.

Вегетационный период 1980 г. характеризовался резкими перепадами температур. Май был холоднее обычного, с заморозками и снегом, вследствие этого развитие трав задерживалось. Июнь был теплым, с неравномерным выпадением осадков: быстро пошло развитие трав, и к сенокосу их урожай был оптимальным.

В 1985 г. снег сошел в середине апреля. Глубоко промерзшая земля оттаивала медленно и полностью оттаяла в начале мая. В мае погода была сухая и неустойчивая по температурному режиму с заморозками. Вегетация задерживалась на неделю; травы отрастали плохо. В июне преобладала прохладная погода с заморозками в 1-й декаде и с ливневыми дождями. Потепление во 2-й декаде выравняло развитие трав. К сенокосу урожай трав был оптимальным.

ТАБЛИЦА 2

Степень участия видов в травостое на участке бобово

Виды	Встречаемость по Раункиеру, %			Плотность побегов, экз./м^2			
	1976	1980	1990	1976	1980	1985	1990
Высеянные виды							
Alopecurus pratensis	80	100	100	392	992	958	1133
Dactylis glomerata	90	100	86	402	832	329	262
Festuca pratensis	98	92	54	264	689	269	131
Phleum pratense	96	60	56	578	153	59	42
Trifolium hybridum	92	4	—	234 (116)	< 1	—	—
T. pratense	88	—	—	91 (118)	—	—	—
Виды местной флоры							
Achillea millefolium	8	20	4	(1)	(< 1)	(53)	(< 1)
Agrostis tenuis	16	64	62	42	294	1088	137
Alchemilla monticola	72	84	54	(7)	16 (134)	15 (81)	31 (1)
Anthoxanthum odoratum	24	52	36	30	69	590	51
Campanula patula	4	8	—	< 1	< 1	1	—
Cerastium holosteoides	4	24	—	3	8	—	—
Festuca rubra	4	20	18	15	21	26	77
Geranium sylvaticum	10	12	28	(< 1)	1 (2)	(11)	2 (2)
Lathyrus pratensis	—	—	2	—	—	—	< 1
Myosotis arvensis	26	32	2	5	20	—	1
Poa pratensis	10	24	62	8	48	207	1192
Ranunculus auricomus	8	24	98	(< 1)	2 (30)	10 (32)	19 (81)
Rumex acetosa	4	32	56	(3)	3 (33)	1 (10)	13 (7)
Taraxacum officinale	2	60	96	(1)	(8)	20 (140)	44 (492)
Trifolium repens	88	24	2	(253)	(< 1)	—	(2)
Veronica chamaedrys	—	—	2	—	—	36	< 1
Vicia cracca	32	12	16	< 1	< 1	—	< 1
Vicia sepium	—	—	8	—	—	2	< 1

Зима 1989/90 г. была мягкой, с частыми оттепелями и обильными осадками, а весна ранней: снег сошел в середине марта, земля полностью оттаяла в начале апреля. Май и июнь были умеренно теплыми и сухими. Так, в июне в Приозерском р-не выпало всего 15 мм осадков. Начиналась засуха. В июле погода стала теплой и сырой. Урожай сена почти достиг оптимального.

Вегетационный период 1993 г. отличался жарким маем и заморозками в конце месяца, холодным июнем, сырой и прохладной погодой в июле и в августе, ранней и холодной осенью. Урожай трав был ниже оптимального.

Результаты исследований

Макаревич (Макаревич, Титов, 1987) отмечала, что уже в 1976 г. на всех участках травосмеси, кроме посеянных растений, появились массовые всходы луговых растений, так как в почве было много их жизнеспособных семян (Джалилова, 1970). Это *Alchemilla monticola, Geranium sylvaticum, Achillea millefolium, Trifolium repens, Rumex acetosa, Taraxacum officinale, Agrostis tenuis, Anthoxanthum odoratum* и *Festuca rubra.* Приживание их, особенно на удобряемом участке, проходило трудно: они имели невысокую встречаемость и малую массу. На всех участках преобладали злаки.

Через 5 лет (1980 г.) клевера практически выпали из бобово-злаковой травосмеси на высоком агрофоне (табл. 1). В бобово-злаковой травосмеси на низком агрофоне приживание аборигенных видов шло активнее. Преобладали верховые злаки, но низовые (*Agrostis tenuis, Anthoxanthum odoratum*) составляли уже около 30% от общей массы травостоя. Возросла масса *Alchemilla monticola*

злаковой травосмеси на высоком агрофоне

Степень генеративности, %				Масса побегов, г/м^2				% от общей массы			
1976	1980	1985	1990	1976	1980	1985	1990	1976	1980	1985	1990
7.6	20.4	19.0	17.1	54.2	217.0	275.9	312.7	10.0	37.4	56.7	52.0
15.9	31.2	7.9	30.5	80.6	235.9	40.3	94.0	15.0	40.6	8.3	15.6
51.5	62.0	42.4	32.6	67.6	55.7	35.9	24.9	12.5	9.6	7.4	4.1
42.6	46.4	67.8	42.9	137.6	40.6	14.4	20.2	25.5	7.0	3.0	3.4
60.7	0	—	—	102.7	0.1	—	—	19.1	< 0.1	—	—
29.8	—	—	—	74.2	—	—	—	13.8	—	—	—
0	0	0	0	0.6	0.1	1.1	0.1	0.1	< 0.1	0.1	< 0.1
23.8	28.9	29.2	55.5	2.1	10.4	40.5	10.4	0.4	1.8	8.3	1.7
0	50.0	40.0	41.9	1.2	12.0	9.8	7.6	0.2	2.1	2.0	1.3
83.3	73.9	55.8	54.9	2.2	2.7	30.9	2.1	0.4	0.5	6.3	0.3
0	0	100	—	< 0.1	< 0.1	0.3	—	< 0.1	< 0.1	0.1	—
66.6	62.5	—	—	0.3	0.2	—	—	< 0.1	< 0.1	—	—
0	0	0	0	0.5	0.8	0.9	3.3	0.1	0.1	0.2	0.5
0	0	0	50.0	< 0.1	0.9	0.5	1.4	< 0.1	0.2	0.1	0.2
—	—	—	100	—	—	—	< 0.1	—	—	—	< 0.1
100	100	—	100	0.1	0.2	—	< 0.1	< 0.1	< 0.1	—	< 0.1
25.0	10.4	10.7	5.0	0.7	2.4	15.3	88.9	0.1	0.4	3.1	14.8
0	15.0	31.2	22.5	< 0.1	0.3	2.6	4.9	< 0.1	< 0.1	0.5	0.8
0	10.0	20.0	28.6	< 0.1	1.1	4.2	9.1	< 0.1	0.2	0.9	1.5
0	15.0	16.0	29.2	< 0.1	0.5	9.5	21.0	< 0.1	0.1	2.0	3.5
0	0	—	0	3.1	< 0.1	—	< 0.1	0.6	< 0.1	—	< 0.1
—	—	9.1	0	—	—	1.4	< 0.1	—	—	0.3	< 0.1
0	0	—	0	0.2	< 0.1	—	< 0.1	< 0.1	< 0.1	—	< 0.1
—	—	0	0	—	—	0.2	< 0.1	—	—	< 0.1	< 0.1

и *Geranium sylvaticum*. Выпал *Trifolium hybridum*. Наряду с посеянным *T. pratense* стал расти дикий *T. pratense*. Закрепились *T. repens, Lathyrus pratensis* и *Vicia cracca* (табл. 2). Макаревич делает вывод, что этот сеяный луг к 1981—1982 гг. должен перейти в залежную стадию, а через следующие 5—6 лет он «приобретет черты бывшего здесь до распашки мелкозлаково-разнотравного луга», начнет сокращаться обилие верховых злаков, требовательных к плодородию почвы.

К 1985 г. (через 10 лет после посева травосмеси) в бобово-злаковой травосмеси без внесения удобрений продолжало падать обилие высеянных злаков (*Dactylis glomerata, Festuca pratensis, Phleum pratense*), кроме *Alopecurus pratensis*, у которого увеличилась плотность побегов, а надземная масса возросла почти на 10%. Полностью выпали сорняки (*Myosotis arvensis* и др.). Возросло число видов местной флоры. Так, разрослись *Luzula multiflora, Hieracium umbellatum* и *Veronica officinalis*.

Масса злаков в целом уменьшилась незначительно, а плотность побегов даже возросла за счет разрастания низовых злаков. Надземная масса низовых злаков была больше, чем верховых. Так, вес верховых злаков составлял 31.4% от общего веса надземных органов растений, срезанных с 1 м^2, а низовых — 38.0%. Резко снизилась надземная масса бобовых в результате выпада *Trifolium pratense* и *T. hybridum*. Примерно на 10% возросла масса разнотравья (табл. 3—5).

Урожай трав в 1985 г. в Приозерском р-не был оптимальным, но урожай неудобряемой бобово-злаковой травосмеси через 10 лет после посева снизился вследствие падения жизненности *Dactylis glomerata, Phleum pratense, Festuca pratensis* и высеянных клеверов.

ТАБЛИЦА 3

Число побегов (на 1 $м^2$) и общее количество видов на сеяных участках луга

Варианты опыта	Годы	Число побегов			Общее число видов
		вегетативных (листьев)	генеративных	всего	
Бобово-злаковая травосмесь на низком агрофоне	1976	1239 (793)	492	1731	41
	1980	1820 (1552)	1335	3155	35
	1985	2239 (1973)	1472	3711	27
	1990	2366 (1745)	687	3053	40
Бобово-злаковая травосмесь на высоком агрофоне	1976	1378 (523)	648	2076	42
	1980	2012 (207)	1149	3161	27
	1985	2564 (391)	1093	3657	22
	1990	2546 (589)	589	3135	23

В 1990 г. в бобово-злаковой травосмеси на низком агрофоне число видов немного возросло по сравнению с 1985 г. (табл. 3). Увеличилось число аборигенных видов осоковых и разнотравья. Так, разрослись и имели встречаемость от 20 до 32% *Luzula pilosa, L. multiflora, Hieracium umbellatum,* меньшую — *Hypericum maculatum, Veronica chamaedrys, V. officinalis* и *Viola canina* (табл. 2). В травостое в 1990 г. преобладали злаки, но масса их стала меньше, чем в 1985 г.; увеличилась масса осоковых и разнотравья (табл. 4, 5). Изредка встречался *Equisetum pratense.* Доля участия верховых злаков в травостое травосмеси от 1976 к 1990 г. постепенно снижалась. Так, в 1976 г. они составляли 55.3%, в 1980 — 39.0, в 1985 — 31.4, в 1990 г. — 29.9% от общей массы травостоя на 1 $м^2$. Выпал *Phleum pratense.* Масса низовых злаков была больше, чем верховых.

В ведущую группу видов (встречаемость вида по Раункиеру >50%) в вышеуказанном сообществе вошли 10 видов — *Agrostis tenuis, Anthoxanthum odoratum, Achillea millefolium, Alopecurus pratensis, Alchemilla monticola, Geranium sylvaticum, Trifolium repens, Taraxacum officinale, Rumex acetosa, Dactylis glomerata.*

По данным Макаревич (1970), в ведущую группу видов мелкозлаково-разнотравного сообщества, который существовал здесь до распашки, входило более 16 видов. Это вышеуказанные виды, а также *Festuca rubra, Carex pallescens, Galium mollugo, Rhinanthus minor, Hieracium pratense, Centaurea jacea.* Имел низкую встречаемость *Dactylis glomerata.*

Таким образом, к 1990 г. (через 15 лет после посева травосмеси) сеяный неудобряемый луг перешел в разнотравно-мелкозлаковый суходольный луг на начальной стадии. Это сообщество отличается от мелкозлаково-разнотравного (исходного) на супесчаной почве более высоким содержанием *Anthoxanthum odoratum, Dactylis glomerata, Alopecurus pratensis, Festuca rubra, Achillea millefolium, Geranium sylvaticum* и меньшим участием в травостое *Alchemilla monticola, Lathyrus pratensis* и видов *Trifolium.* Отсутствуют *Rhinanthus minor, Centaurea jacea, Trifolium spadiceum, Campanula glomerata, C. rotundifolia* и др. Число цветковых растений в мелкозлаково-разнотравном сообществе — 59 (Макаревич, 1970), в нашем разнотравно-мелкозлаковом — 40 видов.

Урожай сена бобово-злаковой травосмеси на низком агрофоне постепенно снижался: в 1990 г. он был в 1.7, а в 1993 г. в 2.1 раза ниже, чем в 1980 г. (табл. 4), вследствие сокращения обилия верховых злаков, побеги которых тяжелее побегов низовых злаков.

На удобряемом участке травосмеси к 1985 г. число видов значительно сократилось (табл. 3) из-за выпадения клеверов лугового и гибридного и некоторых внедрившихся видов местной флоры, которые вследствие сильного затенения злаками оказались неконкурентоспособными. Травостой злаковый; 93.3% от общей сухой массы с 1 $м^2$ составляют злаки. В отличие от 1980 г.

ТАБЛИЦА 4

Сухая масса надземной части травостоя по ботаническим группам на сеяных участках луга, г/м^2

Варианты опыта	Ботанические группы	Основной укос					Отава		
		1976	1980	1985	1990	1993	1976	1979	1993
Бобово-злаковая травосмесь на низком агрофоне	Злаки	263.4	344.2	269.9	195.4	143.1	93.1	92.3	36.5
	Осоки	—	< 0.1	1.4	7.1	0.5	—	—	0.12
	Бобовые	196.6	49.5	5.7	21.8	11.7	73.9	40.8	6.9
	Разнотравье	7.4	83.4	110.5	56.9	69.1	0.6	41.0	22.4
	Хвощи	—	—	—	0.2	0.5	—	—	—
	Всего: г/м^2	467.4	477.1	387.5	281.4	224.9	167.6	174.1	65.9
	ц/га	46.7	47.7	38.8	28.1	22.5	16.8	17.4	6.6
Бобово-злаковая травосмесь на высоком агрофоне	Злаки	397.6	601.3	454.2	556.5	435.1	84.0	319.2	118.3
	Осоки	—	—	0.2	—	—	—	—	—
	Бобовые	329.9	7.8	0.2	< 0.1	3.9	104.8	—	0.1
	Разнотравье	1.0	45.3	30.3	44.7	70.2	1.0	20.6	28.5
	Хвощи	—	—	0.2	—	—	—	—	—
	Всего: г/м^2	649.5	654.4	486.9	601.2	509.2	189.8	339.8	147.0
	ц/га	64.9	65.4	48.7	60.1	50.9	19.0	34.0	14.7

ТАБЛИЦА 5

Состав травостоя на опытных участках сеяных лугов по ботаническим группам, %

Варианты опыта	Ботанические группы	Основной укос					Отава		
		1976	1980	1985	1990	1993	1976	1979	1993
Бобово-злаковая травосмесь на низком агрофоне	Злаки	56.3	71.9	69.6	69.5	63.7	55.5	53.1	55.5
	Осоки	—	< 0.1	0.4	2.5	0.2	—	—	0.2
	Бобовые	42.1	10.4	1.5	7.7	5.2	44.1	23.4	10.4
	Хвощи	—	—	—	0.1	0.2	—	—	—
	Разнотравье	1.6	17.7	28.5	20.2	30.7	0.4	23.5	33.9
Бобово-злаковая травосмесь на высоком агрофоне	Злаки	61.3	91.9	93.3	92.6	85.4	44.2	93.9	80.5
	Осоки	—	—	< 0.1	—	—	—	—	—
	Бобовые	37.2	1.2	< 0.1	< 0.1	0.8	55.3	—	0.1
	Хвощи	—	—	0.4	—	—	—	—	—
	Разнотравье	1.5	6.9	6.2	7.4	13.8	0.5	6.1	19.4

в 1985 г. в этой травосмеси доминирует не *Dactylis glomerata*, а *Alopecurus pratensis*, который составляет 56.5% от сухого веса надземной массы травостоя и 60.7% от урожая злаков. Он растет равномерно по всей площади участка и имеет поэтому самый высокий процент встречаемости, а также высокую плотность побегов (табл. 2). Участие же *Dactylis glomerata* с 1980 по 1985 г. снизилось с 41 до 8.3%, что составило только 2% от веса злаков. Значительно снизилось обилие *Festuca pratensis*, *Phleum pratense* выпал почти полностью, а доля участия *Poa pratensis* значительно возросла.

Между дерновинами злаков обильно произрастают аборигенные виды: *Agrostis tenuis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Alchemilla monticola*, *Taraxacum officinale*, *Ranunculus auricomus* и *Rumex acetosa*. Из бобовых изредка встречаются *Vicia cracca* и *V. sepium*.

Травостой травосмеси на высоком агрофоне густой и высокий. Средняя высота генеративных побегов верховых злаков достигла 120 см. Урожай надземной массы немного снизился вследствие резкого уменьшения массы и числа генеративных побегов *Dactylis glomerata*.

До 1990—1993 гг. развитие травостоя бобово-злаковой травосмеси с внесением NPK сохраняло ту же тенденцию: травосмесь давала большой урожай (50—60 ц сена с 1 га), травостой оставался злаковым с доминированием *Alopecurus pratensis*, снижалось участие *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Phleum pratense*, увеличивалась масса разнотравья вследствие развития *Ranunculus auricomus*, *Rumex acetosa* и *Taraxacum officinale*. В ведущую группу видов (встречаемость по Раункиеру >50%) вошли *Alopecurus pratensis* (доминант), *Ranunculus auricomus*, *Taraxacum officinale*, *Dactylis glomerata*, *Agrostis tenuis*, *Poa pratensis*, *Phleum pratense*, *Rumex acetosa*, *Festuca pratensis*, *Alchemilla monticola*.

Обсуждение результатов

Исследование в течение 18 лет динамики сеяных лугов длительного пользования (как удобряемых, так и без внесения NPK) показало, что с изменением экотопа по-разному идут конкуренция между видами и изменение видового состава травостоя. В. Д. Лопатин (1973) предложил метод определения конкурентной способности луговых видов по изменению их весового обилия (% массы вида от общей массы укоса) в разные годы. Если масса вида в

ТАБЛИЦА 6

Относительная степень конкурентоспособности растений по сумме мест на сеяном удобряемом лугу

Виды	Весовое обилие на последний год, %		Сумма обилий за 3 года, %		Разность обилий (последний год минус 1-й год), %		Сумма мест	Место
	величина	место	величина	место	величина	место		
Alopecurus pratensis	52.0	1	146.9	1	+42.0	1	3	1
Dactylis glomerata	15.6	2	64.5	2	+0.6	7	11	3
Festuca pratensis	4.1	4	21.1	3	—8.4	11	18	5
Phleum pratense	3.4	6	13.4	5	—22.1	13	24	7
Trifolium pratense	—	13	0	13	—13.8	12	38	11
Agrostis tenuis	1.7	7	11.8	6	+1.3	5	18	5
Alchemilla monticola	1.3	9	5.4	9	+1.1	6	24	7
Anthoxanthum odoratum	0.3	11	7.1	7	—0.1	10	28	8
Festuca rubra	0.5	10	0.8	11	+0.4	8	29	9
Poa pratensis	14.8	3	18.3	4	+14.7	2	9	2
Rumex acetosa	1.5	8	2.6	10	+1.4	4	22	6
Taraxacum officinale	3.5	5	5.6	8	+3.4	3	16	4
Geranium sylvaticum	0.2	12	0.5	12	+0.1	9	33	10

ТАБЛИЦА 7

Относительная степень конкурентоспособности растений по сумме мест на сеяном неудобряемом лугу

Виды	Весовое обилие на последний год, %		Сумма обилий за 3 года, %		Разность обилий (последний год минус 1-й год), %		Сумма мест	Место
	величина	место	величина	место	величина	место		
Alopecurus pratensis	24.2	1	63.4	2	+21.2	1	4	1
Dactylis glomerata	3.2	8	17.4	5	—14.7	14	27	7
Festuca pratensis	2.5	9	10.1	8	—5.3	13	30	8
Phleum pratense	> 0.1	15	9.5	9	—26.5	16	40	11
Trifolium pratense	0.1	14	8.9	11	—22.4	15	40	11
Achillea millefolium	6.2	4	12.8	7	+6.1	4	15	4
Agrostis tenuis	20.9	2	66.4	1	+20.5	2	5	2
Alchemilla monticola	4.3	6	28.7	4	+4.1	6	16	5
Anthoxanthum odoratum	12.9	3	34.3	3	+11.5	3	9	3
Festuca rubra	5.6	5	5.8	10	+5.5	5	20	6
Geranium sylvaticum	3.5	7	14.0	6	+3.4	7	20	6
Ranunculus auricomus	0.6	13	1.1	16	+0.5	11	40	13
Rumex acetosa	1.1	12	2.7	14	+0.4	12	38	12
Taraxacum officinale	1.3	11	3.9	12	+1.2	9	32	9
Trifolium repens	2.9	9	3.3	13	+1.4	8	30	8
Vicia cracca	1.3	10	1.5	15	+1.0	10	35	10

последующие годы возрастет, то это будет свидетельствовать о его высокой конкурентоспособности, устойчивости и преуспевании в ценозе.

Наши данные, обработанные по этой методике, представлены в табл. 6 и 7. Согласно методике, нужно брать данные за 3 года подряд, но так как учеты проводились выборочно через 5 лет, то мы взяли данные за 1980, 1985 и 1990 гг.

На удобряемом участке бобово-злаковой травосмеси, где почва богата зольными элементами и азотом, при двукратном скашивании наиболее устойчивыми оказались короткокорневищный *Alopecurus pratensis* и корневищно-рыхлокустовой *Poa pratensis*. Их обилие через 15 лет после посева даже значительно возросло (табл. 6). Доля участия рыхлокустовых злаков за 10 лет (с 1980 по 1990 г.) значительно снизилась. Урожай *Dactylis glomerata* за этот период стал меньше на 25%, а *Festuca pratensis* и *Phleum pratense* — почти в 2 раза.[3] Это происходит из-за старения их особей, на что указывает уменьшение числа побегов и степени генеративности (табл. 2). Дальнейшее увеличение обилия *Alopecurus pratensis* будет происходить также вследствие развития особей семенного происхождения, так как семена его успевают созреть и частично осыпаться до сенокошения.

Среди внедряющихся аборигенных видов наиболее сильная конкурентная способность у *Taraxacum officinale, Agrostis tenuis, Rumex acetosa, Alchemilla monticola* и *Anthoxanthum odoratum*. Их жизненная стратегия разная: теневыносливость (*Taraxacum officinale*), захват территории разрастающимися корневищами (*Agrostis tenuis*), обильная семенная продуктивность (*Anthoxanthum odoratum, Rumex acetosa*) и др.

Бобово-злаковая травосмесь на неудобряемом участке через 18 лет стала разнотравно-мелкозлаковым сообществом. В первые годы после перепашки луга плодородие почвы увеличилось по сравнению с суходольным лугом вследствие перепревания дернины, поэтому до 1980 г. урожай травосмеси был

[3] По нашим данным, масса *Dactylis glomerata* 1-го и последнего лет исследований (1976 и 1990 гг.) была почти одинаковой, но это не означает, что ее обилие и жизненность не изменились. В 1976 г. жизненность ее была невысокой из-за молодого вегетативного возрастного состояния особей. Недостаток методики состоит в том, что за начало отсчета берется 1-й год травосмеси, когда злаки еще не достигли апогея своего развития, разгара генеративного периода.

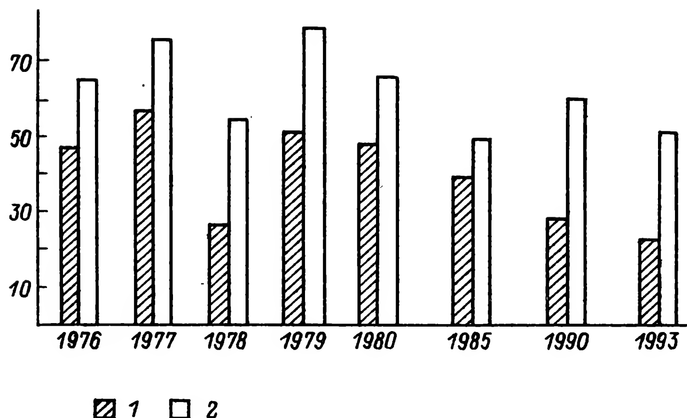


Рис. 3. Динамика урожайности травостоя.

Урожай сена бобово-злаковой травосмеси: *1* — на низком агрофоне, *2* — на высоком. По оси абсцисс — годы наблюдений; по оси ординат — абсолютно сухая масса надземной части травостоя, ц/га.

достаточно высоким. Затем в результате ежегодного отчуждения травостоя без внесения удобрений снизились плодородие почв и урожай трав. Взаимоотношения между видами и динамика травостоя здесь сложились иначе, чем в травосмеси на высоком агрофоне. Наиболее устойчивым и конкурентоспособным пока также был *Alopecurus pratensis* (табл. 7). Другие же высеянные злаки (*Dactylis glomerata, Festuca pratensis, Phleum pratense*) на этом экотопе значительно сократили свое обилие, уступив место растениям суходольных лугов: *Agrostis tenuis, Anthoxanthum odoratum, Achillea millefolium, Alchemilla monticola* и др. Взаимоотношения между видами слабые. Сообщество стало разнотравно-мелкозлаковым с доминированием *Agrostis tenuis, Anthoxanthum odoratum, Achillea millefolium, Alopecurus pratensis*.

Многолетняя динамика урожайности ценозов является интегральным показателем динамики биогеоценозов в целом. Она определяется динамикой климатических факторов, влиянием экотопических режимов среды на состав ценоза, а также жизненным состоянием видов — компонентов сообщества — и взаимоотношениями между ними.

На сеяных лугах длительного пользования, особенно на участке без внесения минеральных удобрений, активно протекали сукцессионные изменения травостоя (сингенез), а также флуктуационные вследствие климатических изменений среды. Четко отделить сукцессионную динамику от флуктуационной очень сложно, но можно говорить о преимущественном значении одной из них.

Имеющиеся в нашем распоряжении данные по многолетней динамике наших сеяных лугов (рис. 3) позволяют сделать следующие выводы.

На удобряемом участке травосмеси хотя и происходит сингенез, урожай изменяется мало, колеблется около среднего значения. Согласно классификации К. А. Куркина (1976), эта динамика относится к стабильно-флуктуационной с осцилляциями (резкими понижениями урожая с подъемом в следующем году). Осцилляция в 1978 г. объясняется засухой в начале июня (рис. 2), когда на удобряемом участке луга запасы влаги в дерновом горизонте почвы незначительно превышали коэффициент завядания (Друзина и др., 1987); небольшое снижение урожая произошло вследствие сингенеза.

На участке бобово-злаковой травосмеси на низком агрофоне превалирует сукцессионная динамика, сингенез. Здесь динамика травостоя относится к классу векторизованных (направленных) изменений к подклассу эндодинамической дигрессии (Куркин, 1976), что является следствием ухудшения плодородия почвы. В 1978 г. также наблюдается осцилляция.

Заключение

Изучаемые бобово-злаковые сеяные луга имеют 18-летний возраст. При ежегодном внесении минеральных удобрений и двукратном скашивании сохранились посеянные верховые злаки, кроме *Phleum pratense*, выпали бобовые. Эти злаки отзывчивы на азотные удобрения, в данных условиях конкурентоспособны, дают хороший урожай, но вследствие затенения и корневой конкуренции создают неблагоприятные условия для развития клеверов и разнотравья. В дальнейшем при сохранении режима злаки будут преобладать в травостое, но будут происходить эндодинамические изменения, которые уже намечаются: постепенное выпадение рыхлокустовых злаков и разрастание корневищных. Это отмечалось на сеяных лугах Коми АССР (Котелина и др., 1982). На отмерших дерновинах злаков разрастутся виды разнотравья и бобовые.

Бобово-злаковая травосмесь на низком агрофоне со времени посева претерпела большие изменения: значительно сократилось обилие высеянных трав, *Phleum pratense* и *Trifolium hybridum* полностью выпали, разрослись виды местной флоры. Ценоз приобрел черты разнотравно-мелкозлакового полидоминантного луга (типичного для Северо-Запада России), на котором преобладают *Alopecurus pratensis, Agrostis tenuis, Anthoxanthum odoratum, Achillea millefolium*. В дальнейшем ценоз станет мелкозлаково-разнотравным.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Джалилова А. О. Особенности размножения и возобновления основных компонентов мелкозлаково-разнотравного сообщества // Луговой фитоценоз и его динамика. Л., 1970. С. 149—199. (Тр. БИН. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 18).

Друзина В. Д., Кириллова В. П., Титов Ю. В. Характеристика объектов исследования // Реакция суходольного луга на минеральные удобрения. Л., 1987. С. 7—22.

Иванов Д. А. Повышение продуктивности сенокосов и пастбищ. Л., 1975. 288 с.

Котелина Н. С., Шехонин Ю. М., Арчегова Н. Б. Долголетние луга среднетаежной подзоны Коми АССР // Тр. Коми филиала АН СССР. 1982. № 56. С. 95—105.

Куркин К. А. Системные исследования динамики лугов. М., 1976. 284 с.

Лопатин В. Д. Определение относительной конкурентоспособности растений и ее изменения на сеяных лугах и под воздействием удобрений // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 6. С. 811—847.

Макаревич В. Н. Изменение состава и строения мелкозлаково-разнотравного сообщества в зависимости от разных мер воздействия //Луговой фитоценоз и его динамика. Л., 1970. С. 54—146.

Макаревич В. Н., Титов Ю. В. Видовой состав, соотношение доминантов и продуктивность травостоев // Реакция суходольного луга на минеральные удобрения. Л., 1987. С. 27—42.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Walter H. Die Klimagramme als Mittel zur Beurteilung der Klimaverhältnisse für ökologische, vegetationskundliche und landwirtschaftliche Zwecke // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1955. Bd 68. H. 8. S. 331—344.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 11 V 1994

SUMMARY

The patterns of formation of coenoses in the meadows sown with bean-grass mixture were studied under double mowing. Both the dynamics of species composition and the yield of the aboveground phytomass varied according to the supply of mineral nutrients. The grass stand was maintained by the application of NPK fertilizer. In the absence of fertilizer, for a period of 18 years, syngenesis prevailed and the coenosis was transformed into meadow plant community.

СООБЩЕНИЯ

УДК 069.51 : 582(470.22)

Е. П. Гнатюк, А. С. Лантратова, А. В. Штанько

ГЕРБАРИЙ ПЕТРОЗАВОДСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

E. P. GNATYUK, A. S. LANTRATOVA, A. V. SHTANKO. THE HERBARIUM OF PETROZAVODSK UNIVERSITY

В гербарии Петрозаводского университета, основанном в 1940 г., в настоящее время насчитывается около 70 тыс. образцов, размещенных в карельском, общем и учебном отделах. В карельском отделе хранится самая представительная на территории Карелии коллекция местной флоры (35 тыс. гербарных листов, 846 видов сосудистых растений), основой которой явились сборы М. Л. Раменской, послужившие фактическим материалом для составления «Определителя высших растений Карелии».

Гербарий кафедры ботаники и физиологии растений Петрозаводского государственного университета (ПГУ) основан в 1940 г., в год реорганизации Карельского государственного педагогического института (КГПИ) в Карело-Финский государственный университет, с 1956 г. именуемый Петрозаводским. Первыми коллекциями, положившими начало гербарию, были сборы естественно-географического факультета КГПИ, эксикаты, дубликаты гербарных образцов из коллекций Ботанического музея Академии наук и Ботанического сада в Санкт-Петербурге, а также гербарий Бородинской (ныне Кончезерской) биологической станции (бывшей пресноводной биологической станции Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей, работающей в Карелии с 1926 г.).

Во время войны гербарий, остававшийся в здании университета, превращенном в развалины, ощутимо пострадал. Часть коллекции была вывезена в Финляндию и возвращена после войны, вероятно, не в полном объеме.

В первые послевоенные годы коллекции гербария росли благодаря активному участию преподавателей и студентов кафедры геоботаники и кафедры систематики и морфологии растений в работе экспедиций. Коллекция арктической флоры была результатом работы Таймырской экспедиции (Б. А. Тихомиров, М. И. Виликайнен, 1947 г.), а сборы ботанического отряда Западно-Карельской комплексной экспедиции Карело-Финской базы АН СССР (В. Н. Чернов, Е. П. Чернова, Ф. С. Яковлев, М. И. Виликайнен, М. М. Белькова, В. И. Бакшаева, М. В. Трифонова и др., 1948—1949 гг.) пополнили фонды гербария карельской флоры.

В 1951—1961 гг. биологический факультет университета был упразднен, ботанические кафедры, меняя названия и ориентацию, существовали сначала в составе естественно-математического, затем сельскохозяйственного факультетов; поступления этого периода обеспечивали рост коллекций учебного гербария.

В 1963—1967 гг. в составе ПГУ функционировал Институт биологии, временно переведенный из Карельского филиала АН СССР. В это время гербарий пополнялся сборами сотрудников института (М. Л. Раменской,

В. А. Зайковой, Н. А. Дружининой, Г. А. Елиной, Е. Ф. Винниченко, А. Ф. Фрейндлинг и др.). Самым крупным поступлением за всю историю гербария была коллекция М. Л. Раменской, создававшаяся в течение 17 лет: в ней насчитывалось в момент поступления в гербарий университета (1964 г.) около 26 тыс. гербарных листов. Кроме собственных сборов, в коллекции М. Л. Раменской находились дубликаты образцов карельской флоры из Гербария Ботанического института АН СССР. Материалы коллекции послужили документальной основой для создания М. Л. Раменской «Определителя высших растений Карелии» (1960), «Определителя высших растений Мурманской области и Карелии» (совместно с В. Н. Андреевой, 1982), а также монографии «Анализ флоры Мурманской области и Карелии» (1983).

В 1975 г. благодаря деятельному участию заведующего кафедрой А. В. Штанько и преподавателей А. С. Лантратовой и М. В. Чехониной помещение гербария было оборудовано специальными шкафами, а коллекции систематизированы и размещены по системе А. Энглера.

В последние десятилетия фонды гербария пополнялись путем обмена дубликатов и за счет студенческих сборов. Студенческие сборы во время летней учебной и производственной практики, экспедиций, самостоятельные флористические исследования при выполнении курсовых и дипломных работ являются и в настоящее время основным источником роста гербарных фондов.

На сегодняшний день общая численность коллекций гербария ПГУ составляет около 70 тыс. листов. Выделены основные отделы гербария — карельский, общий, учебный.

Карельский гербарий в настоящее время является самой представительной на территории Карелии коллекцией местной флоры. Его объем — около 35 тыс. гербарных образцов сосудистых растений, 846 видов. Растения смонтированы на стандартных листах плотной бумаги, каждый экземпляр помещен в отдельную «рубашку», хранятся гербарные образцы в ячейках типовых деревянных шкафов. Семейства размещены по системе А. Энглера, роды внутри семейств и виды внутри родов — по алфавиту, в пределах вида гербарные листы сгруппированы по административным районам республики. Каталогом служит выделенный специально для этих целей и снабженный дополнительными записями экземпляр «Определителя высших растений Карелии». Имеется картотека, где даны сведения о наличии видов в коллекции, месте их размещения (номера шкафа и ячейки), количестве сборов каждого вида по административным районам Карелии. Кроме уже упомянутых сборов, в гербарии карельской флоры имеются дубликаты гербарных образцов из сборов отдельных коллекторов и экспедиций, в разные годы исследовавших территорию Карелии: экземпляры ботанической экспедиции Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей в Повенецкий уезд (Е. И. Исполатов, 1901 г.); сборы Безайса и Верди (1907 г.), В. П. Станчо-Дмитри (1908 г.), Р. Р. Поле (1909 и 1911 гг.); экземпляры Гербария Общества изучения Олонецкой губернии (Ф. Дингельштедт, 1913 г.), Гербария болотно-лугового департамента земледелия (Ф. Дингельштедт, В. Козлов, 1914 г.), Олонецкой научной экспедиции Российского гидрологического института (В. Савич, 1920 г.; В. А. Петров, 1920 г.; М. Никитина, В. Успенская, 1920 г.; М. М. Ильин, 1921 г.), Изыскательской партии К. Ф. Маляревского Колонизационного отдела Мурманской ж.-д. (Ю. Цинзерлинг, А. Филинцев, 1925 г.); Экспедиции по обследованию Карело-Мурманского края Отдела переселения НКЗ РСФСР (М. Н. Аврамчик, А. А. Комов, 1929 г.), Геоботанического отряда Карело-Мурманской экспедиции (М. И. Пряхин, М. М. Солоневич, Ю. Цинзерлинг, 1935 г.) и др.

Карельский гербарий включен в перечень гербариев мира (Index Herbariorum, 1981) с условным международным символом PZU.

Общий отдел (около 15 тыс. экз., более 2 тыс. видов) содержит образцы растений из разных регионов СССР, полученные по обмену, а также собранные

студентами и сотрудниками кафедры во время экспедиций. Наиболее полно в общем отделе представлены смежные с Карелией Мурманская и Ленинградская области. В общем отделе хранятся также дубликаты экземпляров из частных коллекций И. Г. Клинге, Р. Ю. Рожевица, Р. Э. Траутфеттера, И. И. Шираевского; экземпляры эксикат «Herbarium Florae Ingricae» (1860), «Flora Ingrica» (К. Мейнсхаузен, 1888 г.), «Herbarium Florae Rossicae» (Д. И. Литвинов, 1901 г.; Г. Линдберг, 1904 г.); сборы Н. И. Турчанинова (1829 и 1832 гг.), К. А. Мейера (1830 г.), П. П. Глена (1861 г.), П. Н. Крылова (1866 и 1901 гг.), А. Регеля (1884 г.), С. И. Коржинского (1890 г.), В. И. Кречетовича (1900 г.), И. П. Бородина (1904 г.), Н. А. Буша (1905 и 1907 гг.), В. И. Верещагина (1908 г.), Н. В. Шипчинского (1911 и 1919 гг.), С. С. Ганешина (1915 и 1919 гг.), И. М. Крашенинникова (1916 г.), А. А. Гроссгейма (1920 г.) и др.

Учебный гербарий (20 тыс. экз.) обеспечивает демонстрационным материалом все ботанические курсы (морфологии, систематики, экологии растений, специальные курсы), включает в себя виды не только карельской флоры. Кроме коллекции сосудистых растений, в этом гербарии есть небольшие коллекции мхов, лишайников, водорослей и грибов.

В дублетном отделе содержатся дубликаты экземпляров карельского и учебного гербариев. Материалы отдела используются для обмена, шефской помощи школам, училищам, краеведческим музеям.

Коллекция мхов (около 5 тыс. экз.) пока не оформлена надлежащим образом. Сборы М. Л. Раменской, составляющие бóльшую часть этой коллекции, все еще не определены и не систематизированы.

Аутентичные образцы в гербарии ПГУ не обнаружены, но так как специальные исследования по выделению типов не проводились, полностью исключить вероятность их нахождения нельзя.

Флористические исследования, возобновляющиеся в последние годы на кафедре, обусловливают поступление новых коллекций, а также активное изучение имеющихся гербарных материалов. Сотрудники гербария стремятся предоставлять возможность пользоваться коллекциями всем, кто в этом заинтересован. Но, к сожалению, размеры помещения, занимаемого гербарием (36 м^2), затрудняют доступ к коллекциям и работу с ними, создают проблемы с обработкой и размещением новых поступлений, сдерживают рост фондов гербария.

В плане дальнейшего развития гербария намечено пополнение карельского отдела видами местной флоры, отсутствующими в коллекции, а также материалами из малоизученных районов Карелии. Совместно с ИВЦ ПГУ ведется работа над созданием компьютерной базы данных по карельской флоре.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Раменская М. Л. Определитель высших растений Карелии. Петрозаводск, 1960. 485 с.

Раменская М. Л., Андреева В. Н. Определитель высших растений Мурманской области и Карелии. Л., 1982. 432 с.

Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 216 с.

Петрозаводский государственный университет

Получено 7 XI 1993

SUMMARY

The Herbarium of Petrozavodsk University (PZU) was founded in 1940. By now it consists of Karelian, General and Educational sections and numbers about 70 000 specimens. The Karelian section has 35 000 sheets (846 species of vascular plants); it is the most representative collection of Karelian flora. The most part of this collection is made by M. L. Ramenskaya.

УДК 582.321 : 581.036 © Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 12

С. Н. Дроздов, Н. И. Балагурова, С. И. Грабовик

ТЕРМОРЕЗИСТЕНТНОСТЬ ВИДОВ РОДА *SPHAGNUM (SPHAGNACEAE, MUSCI)*

S. N. DROZDOV, N. I. BALAGUROVA, S. I. GRABOVIK. TERMORESISTANCE OF SOME *SPHAGNUM (SPHAGNACEAE, MUSCI)* SPECIES

Выявлены различия в устойчивости к промораживанию и нагреву хлорофиллоносных клеток веточных листьев 5 видов сфагновых мхов. К морозоустойчивым отнесены виды *Sphagnum subsecundum, S. balticum, S. teres*, к менее морозоустойчивым — *S. magellanicum, S. fuscum*. Различия в теплоустойчивости клеток испытанных мхов менее значительны, чем в холодоустойчивости. У контрастных по холодостойкости видов прослеживается прямая зависимость между уровнями холодо- и теплоустойчивости. Показано, что условия среды влияют на уровень терморезистентности клеток сфагновых мхов.

Сфагновые мхи — своеобразная группа мхов, широко распространенных в областях с холодо-умеренным и субарктическим климатом, с периодически или постоянно избыточным увлажнением, преимущественно в Северном полушарии, где на огромных пространствах эти мхи являются доминантами растительного покрова (Богдановская-Гиенэф, 1946; Солоневич, 1966). Возможность широкого расселения мхов, несомненно, тесно связана с их высокой пластичностью. Сфагновые мхи — влаголюбивые и светолюбивые растения, относящиеся к экологическим типам гидро- и гигрофитов (Савич-Любицкая, 1952). Являясь пойкилогидрическими растениями, многие листостебельные мхи (класс *Musci*) могут выдерживать без потери жизнеспособности сильное высушивание, сопровождающееся повышением устойчивости к низким и высоким температурам (Irmscher, 1912; Lange, 1955; Библь, 1965).

В то же время результаты исследования терморезистентности мхов немногочисленны и противоречивы. Имеются сведения о наличии существенных межвидовых различий в тепло- и холодоустойчивости листостебельных мхов (Irmscher, 1912; Lange, 1955) и об отсутствии таких различий внутри вида даже у растений, живущих в совершенно различных климатических условиях (Lange, 1955; Biebl, 1967; Лархер, 1978). Вместе с тем O. Lange (1955) обнаружил вид мха (*Hypnum cupressiforme*), изменение теплоустойчивости клеток которого зависит от места обитания.

Исследуя тепло- и холодоустойчивость клеток листьев 4 видов листостебельных мхов, Т. А. Антропова (1974, 1975) не выявила изменений при варьировании температуры воздуха в природных условиях от 3 до 22 °С, а также после 3-суточного выдерживания побегов при температурах 10 и 20° в экспериментальных условиях. Однако 3-часовое действие температуры в диапазоне 36—44° вызывало повышение теплоустойчивости клеток листьев мхов без изменения при этом холодоустойчивости.

Сфагновые мхи (*Sphagnaceae*), являющиеся основными торфообразователями и играющие важную роль в круговороте органического вещества и зольных элементов в болотных биогеоценозах, в этом направлении не изучались. Поэтому, принимая во внимание все установленные факты, мы поставили задачу — исследовать несколько различающихся по условиям произрастания видов сфагновых мхов для определения устойчивости их клеток к действию низких и высоких температур.

Материал и методика

Испытания проводили на 5 видах сфагновых мхов — *Sphagnum fuscum* (Schimp.) Klinggr., *S. magellanicum* Brid., *S. balticum* (Russ.) C. Jens., *S. subsecundum* Nees., *S. teres* (Schimp.) Ångstr. [1]

По отношению к режиму влажности все сфагновые мхи являются гидрофильными, но одни виды выдерживают значительное и продолжительное пересыхание, неизбежное при произрастании на более или менее значительных повышениях микрорельефа, где устанавливается резко переменный режим влажности, другие выдерживают лишь кратковременное и не очень сильное обсыхание (умеренно переменный режим влажности). Так, по данным В. Д. Лопатина (1973), первые 2 вида принадлежат к кочково-грядовой гидрофильно-психрофильной группе и выдерживают значительное и длительное высыхание в течение вегетационного периода. Остальные 3 вида принадлежат к мочажинной гипергидрофильной группе и не выносят длительного обсыхания.

Пробы отбирали из мест естественного обитания на болотном массиве Неназванное (южная Карелия, подзона средней тайги) на трех болотных участках, в которых изучаемые мхи являются эдификаторами растительного покрова, но произрастают в несколько различающихся по режиму минерального питания и увлажнения экологических условиях.

Болотный участок 1. Олиготрофный грядово-мочажинный комплекс. Образцы *S. fuscum* отбирали в микроценозах, расположенных на вершине гряды, *S. magellanicum* — в микроценозах невысоких плоских кочек, *S. balticum* — в микроценозах мочажин.

Болотный участок 2. Мезотрофный травяно-сфагново-гипновый кочковато-топяной комплекс. В микроценозах понижений отбирали образцы *S. subsecundum*.

Болотный участок 3. Облесенный мезоевтрофный травяно-моховой кочковато-западинный комплекс. В микроценозах приствольных кочек отбирали образцы *S. fuscum*, в западинах — *S. teres*.

Образцы мха дернины высотой 15—17 см помещали в контейнеры размером 30 × 40 × 20 (высота) см с минимально возможными нарушениями естественной структуры. В течение эксперимента растения содержали на открытом воздухе в затененном от прямых солнечных лучей месте.

После недельной преадаптации в этих условиях проводили определение холодо- и теплоустойчивости. Для этого срезали верхушку побега мха размером 3 см и из средней ее части вырезали веточки, которые подвергали 5-минутным тестирующим промораживаниям и прогревам, определяя температуру гибели 50% хлорофиллоносных клеток веточных листьев — $ЛТ_{50}$ (Дроздов и др., 1976). Критерием их жизнеспособности служила способность к плазмолизу. В качестве плазмолитика использовали раствор сахарозы, в который погружали веточки после тестирующих температурных воздействий, затем просматривали их под микроскопом в течение последующих 5—10 мин. Нагрев осуществляли в термостатах Геплера, промораживание — в термостатах ТЖР-02-20. Температура в них поддерживалась с точностью ± 0.1°. В работе использован микроскоп МБИ-15 с объективом водной иммерсии АПО 40×.

Описанный метод оценки терморезистентности принципиально согласуется с методикой определения степени повреждения обезвоживанием у мхов, предложенной F. Streusand и H. Ikuma (1986). Полученные с его помощью данные позволяют оценивать первичную терморезистентность клеток, когда сведены к минимуму деструктивные, адаптивные и репарационные процессы (Александров, 1975). Кроме этого, эти данные позволяют судить о терморезистентности растения в целом, поскольку показатели клеточной устойчивости имеют

[1] Названия видов приведены по сводке Л. И. Савич-Любицкой и З. Н. Смирновой (1968).

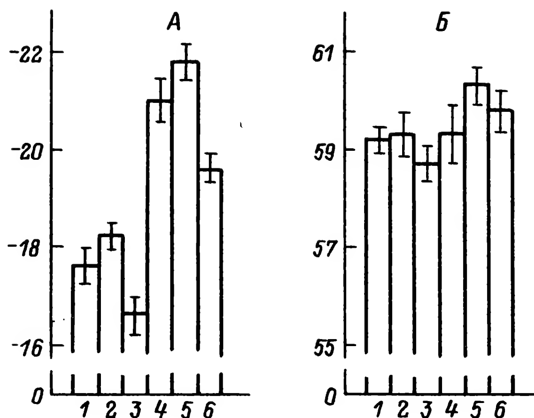


Рис. 1. Температура гибели хлорофиллоносных клеток веточных листьев некоторых видов *Sphagnum* при промораживании (*А*) и прогреве (*Б*). (Определение проводилось в июне).

По оси абсцисс — виды мхов: *1* — *S. fuscum* (с верхового болота), *2* — *S. fuscum* (с низинного болота), *3* — *S. magellanicum*, *4* — *S. balticum*, *5* — *S. subsecundum*, *6* — *S. teres*; по оси ординат — $ЛТ_{50}$, °С.

высокий коэффициент корреляции с показателями устойчивости растения (Дроздов и др., 1980).

Проведены две серии опытов: первая — в июне, вторая — в июле. Повторность опытов в каждой серии 3-кратная, а определение устойчивости в опыте — 6-кратное.

Достоверность различий оценивали с помощью доверительных интервалов, используя 95%-й уровень значимости.

Результаты и их обсуждение

Исследования показали, что испытанные виды сфагновых мхов различаются между собой по устойчивости клеток листьев к промораживанию и нагреву. Так, в первой серии опытов, проведенных в июне, наибольшей устойчивостью к промораживанию обладали виды *S. subsecundum*, *S. balticum* и *S. teres*, которые в свою очередь достоверно различались между собой по температуре гибели клеток, составляющей соответственно −21.8, −21.0 и −19.6° (рис. 1, *А*). Самыми неустойчивыми к промораживанию оказались клетки листьев *S. magellanicum*, $ЛТ_{50}$ которых равнялась −16.6°. У растений *S. fuscum*, взятых с верхового болота, холодоустойчивость клеток была несколько ниже, чем у растений, взятых с низинного; достоверная разница в температуре гибели клеток составляла 0.6°.

Различия в теплоустойчивости клеток исследуемых мхов были меньше, чем в холодоустойчивости (рис. 1, *Б*). Однако температура гибели клеток у *S. subsecundum* была выше (60.3°), а у *S. magellanicum* — ниже (58.7°), чем у всех остальных мало различающихся между собой по теплоустойчивости видов.

Во второй серии опытов, проведенных в июле, почти у всех видов мха снизился уровень холодо- и теплоустойчивости по сравнению с обнаруженным в июне, тем не менее видовые различия в устойчивости сохранились (рис. 2). Наиболее устойчивыми к промораживанию оказались *S. subsecundum* и *S. balticum*, имевшие $ЛТ_{50}$ соответственно −21.2 и −19.7°, а наименее устойчивыми — *S. magellanicum* и *S. fuscum* с верхового болота, имевшие одинаковую температуру гибели клеток (−16.1°) (рис. 2, *А*). К этому времени увеличились видовые различия в теплоустойчивости клеток листьев изучаемых видов (рис. 2, *Б*). Самый высокий ее уровень отмечен у *S. subsecundum* (59.1°)

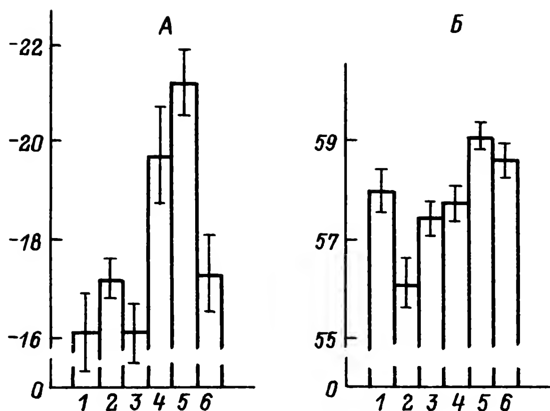


Рис. 2. Температура гибели хлорофиллоносных клеток веточных листьев некоторых видов *Sphagnum* при промораживании (*А*) и прогреве (*Б*). (Определение проводилось в июле).

Обозначения те же, что и на рис. 1.

и *S. teres* (58.6°), низкий — у *S. magellanicum* (57.4°) и *S. fuscum* с низинного болота (56.1°). В отличие от июньских данных проявилась существенная разница в теплоустойчивости клеток у растений вида *S. fuscum*, взятых с верхового и низинного болот, а именно в первом случае она была выше (58.0°), чем во втором (56.1°).

В полученных результатах обращает на себя внимание тот факт, что температура, характеризующая устойчивость клеток листьев к промораживанию, у испытанных мхов имеет абсолютную величину, в 2—3 раза бóльшую, чем у некоторых даже холодостойких сельскохозяйственных растений (Дроздов и др., 1976). Высокая морозоустойчивость мхов объясняется, вероятнее всего, их способностью к обезвоживанию (Scheibmair, 1938; Библь, 1965; Лархер, 1978; Kashimura, 1990), так как именно оно является одной из ведущих причин повреждения растений при льдообразовании в их тканях (Самыгин, 1974; Левитт, 1983).

Отличаясь повышенной холодоустойчивостью от культурных растений, сфагновые мхи имеют также существенные межвидовые различия в терморезистентности. Выявлены относительно более устойчивые к низкой температуре виды, такие как *S. subsecundum, S. balticum, S. teres,* и менее устойчивые — *S. magellanicum* и *S. fuscum*.

Возможно, различия в холодоустойчивости мхов связаны с их происхождением и условиями обитания. Так, например, *S. magellanicum*, имевший самый низкий уровень холодоустойчивости, происходит из более южных областей с менее суровым климатом, чем более холодоустойчивый вид *S. subsecundum* (Шляков, 1961). Кроме того, последний, а также другие отличающиеся высокой морозостойкостью виды произрастают, как отмечалось выше, на мочажинах, в то время как первый — на кочках. Поэтому различия в их устойчивости могут объясняться микроклиматическими особенностями кочек и мочажин. В целом микроклимат мочажин более мягкий по сравнению с микроклиматом кочек. В мочажинах температура выше, чем на кочках, минимальные температуры весной здесь также выше, нет ночных заморозков, снежный покров в мочажинах больше, а таяние снега начинается позднее. На кочках таяние снега начинается раньше и они скорее освобождаются от него, но оттаивают медленнее. Осенью на кочках максимальные температуры выше, а минимальные ниже, чем в мочажинах. Кочки промерзают раньше, чем мочажины (Eurola, 1968).

Указанные контрастные по холодоустойчивости виды неизменно различались и по своей теплоустойчивости. Наличие у них прямой зависимости между показателями тепло- и холодоустойчивости дает основание предполагать существование общих звеньев, обеспечивающих устойчивость как к низкой, так и к высокой температурам. В противоположность этому при внутривидовом сравнении показателей устойчивости у растений *S. fuscum*, взятых с низинного и верхового болот в июле, наблюдалась обратная зависимость между величинами холодо- и теплоустойчивости, а именно более холодоустойчивые растения мха с низинного болота имели более низкую теплоустойчивость, вместе с тем в июне такая корреляция не обнаружена. Возможно, разнонаправленная зависимость обусловлена видоспецифическим влиянием на терморезистентность совокупности климатических факторов, характерной для каждого календарного срока взятия проб. Как явствует из экспериментов, в июле почти у всех видов мха уровень холодо- и теплоустойчивости уменьшался по сравнению с июнем. Исключение составляли растения *S. fuscum* с низинного болота, у которых теплоустойчивость оставалась постоянной независимо от срока ее определения. Следовательно, обнаруженные в течение летнего периода изменения терморезистентности, по-видимому, индуцируются изменениями условий внешней среды, главным образом температурным и водным режимами.

Влияние условий среды на формирование внутривидовых различий в терморезистентности прослеживается на растениях *S. fuscum*, выросших в различных экологических нишах. Так, растения с евтрофного болота были более холодоустойчивыми, чем с олиготрофного.

Таким образом, проведенные исследования показали, что клетки листьев сфагновых мхов обладают высокой устойчивостью к промораживанию. Выявлены также существенные межвидовые различия в морозоустойчивости испытанных мхов, в то время как различия в теплоустойчивости у них менее значительны. У контрастных по холодоустойчивости видов прослеживается прямая зависимость между уровнем холодо- и теплоустойчивости. Условия среды оказывают влияние на уровень терморезистентности мхов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александров В. Я. Клетки, макромолекулы и температура. Л., 1975. 329 с.

Антропова Т. А. Изучение температурной адаптации клеток нескольких видов мохообразных // Цитология. 1974. Т. 16. № 1. С. 38—42.

Антропова Т. А. Изучение температурной адаптации некоторых видов мхов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1975. 24 с.

Библь Р. Цитологические основы экологии растений. М., 1965. 463 с.

Богдановская-Гиенэф И. Д. О происхождении флоры бореальных болот Евразии // Матер. по истории флоры и растительности СССР. М.—Л., 1946. Вып. 2. С. 425—468.

Дроздов С. Н., Курец В. К., Будыкина Н. П., Балагурова Н. И. Определение устойчивости растений к заморозкам // Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. Л., 1976. С. 222—228.

Дроздов С. Н., Балагурова Н. И., Титов А. Ф., Критенко С. П. О методах оценки холодостойкости растений огурца // Физиол. раст. 1980. Т. 27. Вып. 3. С. 653—656.

Лархер В. Экология растений. М., 1978. 384 с.

Левитт Дж. Повреждение и выживание после замораживания и связь с другими повреждающими воздействиями // Холодостойкость растений. М., 1983. С. 10—22.

Лопатин В. Д. О принципах классификации торфа болот Северо-Запада на экологической основе // Вопр. комплексного изучения болот. Петрозаводск, 1973. С. 51—62.

Савич-Любицкая Л. И. Флора споровых растений СССР. Листостебельные мхи. Т. 1. Сфагновые (торфяные) мхи. М.—Л., 1952. 255 с.

Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель сфагновых мхов СССР. Л., 1968. 112 с.

Самыгин Г. А. Причины вымерзания растений. М., 1974. 191 с.

Солоневич Н. Г. К биологии сфагновых мхов // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 9. С. 1297—1302.
Шляков Р. Н. Флора листостебельных мхов Хибинских гор. Мурманск, 1961. 249 с.
Biebl R. Temperaturresistenz tropischer Urwaldmoose // Flora. 1967. Bd 157. H. 1. S. 25—30.
Eurola S. Über die Ökologie der nordfinnischen Moorvegetation im Herbst, Winter und Frühling // Ann. Bot. Fen. 1968. Vol. 5. N 2. P. 89—97.
Irmscher E. Über die Resistenz der Laubmoose gegen Austrockung und Kälte // Jb. Wissenschaft. Bot. 1912. Bd 50. S. 387—449.
Kashimura I. Dehydration resistances of sphagna growing in Japanese raised bogs // Dev. Ecol. Perspect. 21 Cent. 5 Int. Congr. Ecol. Yokohama, Aug. 23—30. Yokohama, 1990. P. 370.
Lange O. L. Untersuchungen über die Hitzeresistenz der Moose in Beziehung zu ihre Verbreitung. 1. Die Resistenz stark ausgetrockneter Moose // Flora. 1955. Bd 142. H. 2. S. 381—399.
Scheibmair G. Hitzeresistenz-Studien an Moos-Zellen // Protoplasma. 1938. Vol. 29. P. 394—424.
Streusand F. J., Ikuma H. Desiccation tolerance in mosses. 1. Development of a method for measuring cell damage // Can. J. Bot. 1986. Vol. 64. N 11. P. 2388—2392.

Институт биологии КНЦ РАН
Петрозаводск

Получено 17 V 1994

SUMMARY

Differences were found in the resistance of chlorophyll-containing cells of branch leaves to freezing and heating have been revealed in 5 *Sphagnum* species. Three of the species *S. subsecundum*, *S. balticum*, *S. teres*, were found to be forest-resistant, the other two, *S. magellanicum*, *S. fuscum*, were less resistant. There were smaller differences among the species in their resistance to heat. A direct correlation between the levels of cold and heat resistance in the species with different cold resistance were observed. Environmental conditions were found to affect the level of thermoresistance of peat mosses.

УДК 581.465 : 582.536 : 551.482.2

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 12

А. Г. Сидорский

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ СОЦВЕТИЙ *SAGITTARIA SAGITTIFOLIA* (*ALISMATACEAE*) В ПОПУЛЯЦИЯХ РЕК СУРА И АЛАТЫРЬ (СРЕДНЕЕ ПОВОЛЖЬЕ)

A. G. SIDORSKY. PATTERNS OF SEXUAL STRUCTURE OF THE INFLORESCENCES IN *SAGITTARIA SAGITTIFOLIA* (*ALISMATACEAE*) IN THE POPULATIONS OF THE SURA AND ALATYR RIVERS

Проведен анализ структуры соцветий растений стрелолиста обыкновенного популяций рек Суры и Алатырь, выявлены новые адаптационные возможности модификационной изменчивости соцветий, которые заключаются в формировании 2 боковых кистей и пестичных цветков как в 1-й мутовке боковых кистей, так и в 3-й мутовке центральной кисти простых и сложных соцветий.

Стрелолист обыкновенный *Sagittaria sagittifolia* L. часто приводится в научной, учебной и научно-популярной литературе как вид, у которого изменяется форма листьев в зависимости от условий их произрастания (подводные листья — лентовидные, плавающие — эллиптические или яйцевидные, воздушные — стреловидные). В то же время во всех «флорах» и определителях растений дается одна и та же характеристика соцветий этого растения (му-

товчатая кисть, в которой нижние 1 или 2 мутовки несут по 3 пестичных цветка, остальные — по 3 тычиночных), что должно было бы свидетельствовать о стабильной половой структуре соцветия стрелолиста обыкновенного (Маевский, 1964; Цвелев, 1979 и др.). В то же время наши многолетние исследования (1975—1993 гг.) популяций этого растения на 20 реках Волжского и Окского бассейнов показали, что у стрелолиста обыкновенного данный орган очень лабилен и формирует много модификаций.

Было установлено, что помимо пестичных и тычиночных цветков растения некоторых популяций формируют обоеполые цветки (в популяции р. Ветлуги таких особей было 17.5%). Во всех без исключения популяциях встречаются растения, в соцветиях которых в 2 нижних мутовках число цветков и их пол варьируют в очень широких пределах (Сидорский, Деев, 1981; Сидорский и др., 1984а), начиная с отсутствия цветков в одной из нижних мутовок до 6 цветков. Доля таких растений может достигать 80—95% (популяции рек Колпь, Пра, Десна и др.). У многих растений в нижней мутовке центральной кисти формируется боковая кисть, в мутовках которой образуется по 3 тычиночных цветка. Число растений со сложными соцветиями может превышать 70% (популяции рек Днепр, Ахтуба и др.). Кроме того, в реках Днепровского бассейна (Сейм, Десна, Псёл) описан довольно большой процент особей (3.5—7.4%), в соцветиях которых образуются только тычиночные цветки (Сидорский и др., 1986). Число описанных нами модификаций половой структуры простых соцветий равнялось 86 и сложных — 241 в реках Волжского и соответственно 64 и 142 в реках Днепровского бассейнов.

В обобщающей статье приводились следующие параметры модификаций соцветий *S. sagittifolia*: формирование обоеполых цветков, появление боковой кисти и варьирование пола и числа цветков в 2 нижних мутовках простых соцветий и центральной кисти сложных (Сидорский, 1992). Это заключение было сделано на основе анализа соцветий более 57 тыс. растений популяций 18 рек. Но возможности модификаций половой структуры соцветий этого вида оказались значительно шире наших представлений. Во время экспедиции по р. Суре были обнаружены новые, не описанные ранее в литературе модификации соцветий растений этого вида: во-первых, многие растения формировали не 1, а 2 боковые кисти; во-вторых, у ряда особей в боковых кистях имелись пестичные цветки; в-третьих, в некоторых случаях у растений модификация затрагивала не 2, а 3 нижние мутовки соцветий. В 1993 г. была проведена повторная экспедиция по рекам Суре и Алатырь — наиболее крупному притоку р. Суры. В данной работе в краткой форме представлены полученные результаты.

Материал и методика

Материал был собран во время экспедиций по р. Суре в 1991 и 1993 гг. по маршруту г. Пенза—устье (протяженность 650 км) и по р. Алатырь (левому притоку р. Суры) в 1993 г. по маршруту ст. Ужовка—устье (протяженность 182 км). Через каждые 2—3 км маршрута в нескольких местах отбирали по 20—30 растений, у которых анализировали структуру соцветий.

Результаты исследований и обсуждение

В табл. 1 приведена характеристика простых соцветий исследованных популяций. Число модификаций половых структур в 2 нижних мутовках было значительно выше, чем в 3; видимо, цветки в 2 нижних мутовках в плане половой структуры более лабильны, чем цветки в 3-й мутовке. Можно предположить, что модификации 3-й мутовки возникли недавно в процессе эволюции половой структуры соцветий этого вида данных популяций. В других

ТАБЛИЦА 1

Характеристика простых соцветий *Sagittaria sagittifolia* популяций рек Суры и Алатырь

Реки	Годы исследований	Число просмотренных растений с простыми соцветиями	Число модификаций			Доля растений (в % от общего их числа), имеющих модификации нижних мутовок	
			всего	из них за счет модификаций нижних мутовок			
				2	3	2	3
Сура	1991	3170	25	19	6	80.6	19.4
	1993	4019	19	14	5	76.3	23.7
Алатырь	1993	2300	16	12	4	84.5	15.5

популяциях исследованных рек в течение 17 лет мы практически не встречали соцветий, в которых 3-я и последующие мутовки формировали бы что-либо, кроме 3 тычиночных цветков. Процент растений, у которых идет модификация 3 нижних мутовок, довольно высок (15.5—23.7%). Несмотря на различную протяженность маршрутов по рекам Суре и Алатырь (650 и 182 км), по числу модификаций соцветий эти две популяции мало отличались друг от друга, хотя в 1991 г. на р. Суре было описано больше модификаций, чем в 1993 г.

Только 17.5% особей всех трех популяций формировали типичные, описанные во «флорах» и определителях соцветия. Наиболее распространенными модификациями 2 нижних мутовок (в % от всех растений данной категории) были следующие:

2♀1♂ — 2♀1♂ (18.3),
2♀2♂ — 2♀3♂ (17.5),
3♀1♂ — 2♀1♂ (9.6).

Здесь цифра обозначает число цветков, знаки ♀ и ♂ — пол цветков (соответственно пестичные и тычиночные), половая формула 1-й мутовки отделяется от 2-й знаком тире.

Характерным для этих модификаций является присутствие в обеих мутовках и тычиночных, и пестичных цветков. С нашей точки зрения, это облегчает опыление первых появившихся пестичных цветков в популяциях, так как в случаях типичных соцветий (3♀ — 3♀ или 3♀ — 3♂) вероятность опыления самых первых пестичных цветков в популяции была бы незначительной.

Для растений, имеющих модификации 3 нижних мутовок, получены следующие данные:

3♀1♂ — 2♀1♂ — 1♀2♂ (47.7),
2♀1♂ — 2♀1♂ — 2♀1♂ (25.0),
2♀2♂ — 2♀2♂ — 3♀ (9.6).

Наиболее распространены растения, у которых соцветия содержат в 3-й мутовке лишь 1 пестичный цветок. Для этой, первой, модификации характерно уменьшение женской сексуализации от 1-й мутовки к 3-й. Во второй распространенной модификации мутовки имеют одинаковую половую дифференциацию, в то время как в третьей модификации отмечено усиление женской сексуализации от 1-й, 2-й мутовок к 3-й мутовке. Вероятно, с появлением в 3-й мутовке пестичных цветков увеличивается их количество в соцветии в целом, а следовательно, повышается семенная продуктивность растений.

В табл. 2 дана характеристика центральной кисти сложных соцветий. Число модификаций сложных соцветий значительно выше числа модификаций простых, что отмечено нами во всех изученных популяциях, при этом различие между числом модификаций 2 и 3 нижних мутовок у сложных соцветий

ТАБЛИЦА 2

Характеристика центральной кисти сложных соцветий растений *Sagittaria sagittifolia* популяций рек Суры и Алатырь

Реки	Годы исследований	Число растений со сложными соцветиями	Число модификаций центральной кисти		
			всего	из них за счет модификаций нижних мутовок	
				2	3
Сура	1991	5780	72	39	33
	1993	6520	63	38	29
Алатырь	1993	4436	57	35	25

меньше, чем у простых (табл. 1). Наиболее распространенными модификациями 2 нижних мутовок (в % от всех растений данной категории) были следующие:

2♀1♂ — 2♀1♂ (18.4),
2♀2♂ — 2♀1♂ (17.5),
2♀1♂ — 2♀ (13.4).

Для 3 мутовок наиболее характерными были модификации

2♀2♂ — 1♀2♂ — 3♀ (22.6),
2♀2♂ — 2♀1♂ — 3♀ (12.2),
3♀2♂ — 3♀1♂ — 3♀ (10.0).

В последнем случае наблюдается полная замена 3 тычиночных цветков на 3 пестичных, что усиливает женскую сексуализацию соцветия в целом. Для 2 мутовок в наиболее распространенных модификациях характерно наличие только 2 пестичных цветков.

Анализ полученных данных по характеристике боковых кистей сложных соцветий показывает, что число модификаций боковых кистей, формирующих тычиночные и пестичные цветки, значительно выше числа модификаций кистей, образующих только тычиночные цветки (табл. 3). Впервые отмечено наличие в изученных популяциях большого числа особей, формирующих 2 боковые кисти из 1-й мутовки центральной кисти (в популяциях р. Суры таких растений было 14.5% в 1991 г. и 17.5% в 1993 г., в популяции

ТАБЛИЦА 3

Характеристика боковых кистей сложных соцветий *Sagittaria sagittifolia* популяций рек Суры и Алатырь

Реки	Годы исследований	Число модификаций кистей, формирующих цветки		Доля растений (в % от общего числа особей со сложным соцветием), формирующих				
				1 боковую кисть с цветками		2 боковые кисти с цветками		
							♂+♀	
							из них формируют их	
		только ♂	♂+♀	только ♂	♂+♀	только ♂	только 1 кисть	2 кисти
Сура	1991	4	10	77.4	8.1	10.6	0.7	3.2
	1993	3	14	68.3	14.2	11.9	2.7	2.9
Алатырь	1993	4	9	60.0	11.7	16.8	6.1	5.4

р. Алатырь — 28.3% от числа всех особей со сложными соцветиями). Стрелолист, образующий как 1, так и 2 боковые кисти, формировал в них в большинстве случаев только тычиночные цветки. Когда в соцветиях с 2 боковыми кистями имелись цветки обоих полов, вероятность их образования в одной или сразу в обеих кистях была примерно одинаковой в популяциях рек Алатырь и Суры в 1993 г. и значительно выше во втором случае в популяции р. Суры в 1991 г.

Наиболее распространенными модификациями боковых кистей, формирующих только тычиночные цветки (в % от всех растений данной категории), были следующие:

3♂ — 3♂ — 3♂ (98.5),
2♂ — 3♂ — 3♂ (0.8),
4♂ — 3♂ — 3♂ (0.5),

формирующих тычиночные и пестичные цветки:

1♀2♂ — 3♂ — 3♂ (41.4),
1♀1♂ — 3♂ — 3♂ (29.8),
2♀1♂ — 3♂ — 3♂ (4.6).

Таким образом, модификации структуры боковых кистей по полу составляющих их цветков идут за счет изменения числа или пола цветков только 1-й мутовки. Во всех остальных мутовках образуется по 3 тычиночных цветка. В подавляющем большинстве случаев (71.2%) в боковых кистях формируется только 1 пестичный цветок и значительно реже (4.6%) — 2. Не описано ни одного растения, которое имело бы в 1-й мутовке боковой кисти 3 пестичных цветка. Полученные данные свидетельствуют о том, что наследственный механизм модификации боковых кистей затрагивает только 1-ю мутовку.

Каковы же экологические условия, инициирующие появление новых модификаций структуры соцветий стрелолиста по полу цветков? Наши многолетние опыты с возделываемыми растениями и наблюдения над дикорастущими, а также многочисленные литературные источники (Сидорский, 1991 и др.) однозначно свидетельствуют о том, что в подавляющем большинстве случаев при ухудшении условий существования растений происходит сдвиг половой дифференциации в сторону усиления женской сексуализации.

Половая структура соцветий *S. sagittifolia* довольно четко коррелирует с особенностями условий произрастания растений, что позволило нам рекомендовать данный вид в качестве биоиндикатора и средства мониторинга за изменением условий обитания водных организмов (Сидорский и др., 1984б, 1991, 1993). Отмечено, что при ухудшении экологической среды в популяциях данного вида уменьшается процент особей со сложными соцветиями; резко снижается число модификаций как простых, так и сложных соцветий; сокращается число мутовок в соцветии; исчезают особи, имеющие в соцветиях обоеполые цветки, и соотношение тычиночных и пестичных цветков в соцветии в целом сдвигается в пользу пестичных цветков (Сидорский и др., 1989).

Исходным соцветием рода *Sagittaria* считается сложная мутовчатая кисть с обоеполыми цветками (Charlton, 1973; Singh, Sattler, 1977; Wooten, Brown, 1983), т. е. у *S. sagittifolia* в геноме имеются наследственные механизмы формирования всех типов цветков (тычиночных, пестичных, обоеполых) и боковых кистей. Таким образом, адаптационные возможности половой дифференциации этого вида значительно выше, чем нам представлялось ранее (Сидорский, 1992), при этом отдельные популяции *S. sagittifolia* формируют свои пути приспособления органов размножения к условиям среды обитания, используя высокие потенциальные возможности наследственных факторов, контролирующих сексуализацию этого вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. Л., 1964. 881 с.

Сидорский А. Г. Эволюция половой организации цветковых растений. Нижний Новгород, 1991. 210 с.

Сидорский А. Г. Адаптационные возможности процесса половой дифференциации *Sagittaria sagittifolia* (*Alismataceae*) // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 3. С. 60—72.

Сидорский А. Г., Деев С. В. Изменение направленности половой дифференциации стрелолиста обыкновенного, ежеголовников прямого и всплывшего от верховья до устья реки Сережи // Экология. 1981. № 6. С. 88—90.

Сидорский А. Г., Деев С. В., Родинов В. Н. и др. Половая структура соцветий *Sagittaria sagittifolia* (*Alismataceae*) в популяциях некоторых рек Волжско-Окского бассейна // Бот. журн. 1984а. Т. 69. № 9. С. 1173—1183.

Сидорский А. Г., Деев С. В., Родинов В. Н. и др. Половая структура соцветий стрелолиста обыкновенного *Sagittaria sagittifolia* L. как биоиндикатор экологических условий существования водных организмов // Экология. 1984б. № 3. С. 67—70.

Сидорский А. Г., Баранов С. В., Булгачев А. Н., Емельянов А. А. Характеристика половой структуры соцветий *Sagittaria sagittifolia* (*Alismataceae*) в популяциях некоторых рек бассейна Днепра по сравнению с популяциями рек Волжско-Окского бассейна // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 8. С. 1076—1088.

Сидорский А. Г., Копосов А. Г., Терзян А. С., Шеманаев В. А. Особенности половой дифференциации *Sagittaria sagittifolia* (*Alismataceae*) в различных регионах ареала волжской популяции // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 6. С. 816—825.

Сидорский А. Г., Баранов Г. Г., Лепилов А. В. и др. Многолетнее использование биоиндикатора для оценки экологического состояния реки // Экология. 1991. № 4. С. 15—19.

Сидорский А. Г., Беспалов С. В., Галанин О. В., Копосов А. Г. Быстрый и эффективный метод оценки экологических условий существования водных организмов в речных системах. Деп. в ВИНИТИ РАН. М., 1993. № 1065-В93. 12 с.

Цвелев Н. Н. Семейство *Alismataceae* Vent. — Частуховые // Флора европейской части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 156—167.

Charlton W. A. Studies in the *Alismataceae*. II. Inflorescence of *Alismataceae* // Can. J. Bot. 1973. Vol. 51. N 5. P. 775—789.

Singh V., Sattler R. Development of the inflorescence and flower of *Sagittaria cuneata* // Can. J. Bot. 1977. Vol. 55. N 8. P. 1087—1105.

Wooten J. W., Brown S. A. Observations of inflorescence patterns and flower sex in population of *Sagittaria papillosa* Buch. (*Alismataceae*) // Aquat. Bot. 1983. Vol. 15. N 4. P. 409—418.

Арзамасский педагогический
институт им. А. П. Гайдара

Получено 12 XI 1993

SUMMARY

The plants of *Sagittaria sagittifolia* in the populations of the Sura River and the Alatyr River were studied. The following new modifications in the inflorescence structure in this species are described: two lateral panicles in the complex inflorescences, pistillate flowers in the lateral panicles, modifications of the third verticil in the simple and central panicles of complex inflorescences. There changes resulted in the aggravation of the female sexualisation as an adaptation response to the deterioration of the habitat.

УДК 582.29 : 581.9(480.324) © Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 12

Е. Э. Мучник

ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЛИШАЙНИКОВ И ТИПИЧНЫЕ ЛИХЕНОСИНУЗИИ УСМАНСКОГО БОРА (ВОРОНЕЖСКАЯ ОБЛАСТЬ)

E. E. MOOCHNICK. PATTERNS OF LICHEN SPATIAL DISTRIBUTION AND TYPICAL LICHEN SYNUSIA OF THE «USMANSKIY BOR» (VORONEZH REGION)

Установлены некоторые закономерности пространственного распределения лишайников различных типов леса в Усманском бору. Найдены 2 вида лишайников, новых для Воронежской обл. Дана характеристика сформированности лишайникового покрова, выявлены типичные эпифитные, эпиксильные и эпигеидные лихеносинузии. Проведен совместный географический и эколого-ценотический анализ лихенофлоры коренных, производных и пойменных лесных сообществ.

Лишайники являются постоянным и наиболее стабильным элементом боровых биоценозов. Они принимают участие в сложении эпифитного и напочвенного покровов боров, поселяются на валежнике и пнях, способствуя разложению древесины.

Планомерное изучение лихенофлоры такого крупного лесного массива, как Усманский бор (61 тыс. га), началось в 1986 г., в результате был установлен видовой состав, проведены таксономический, биоморфологический и географический анализы (Мучник, 1991). Однако специальные исследования закономерностей пространственного размещения лишайников и характерных лихеносинузий в различных типах леса Усманского бора до сих пор не проводились.

Материалы и методика

В 1991—1992 гг. нами проводились исследования лихенофлоры и типичных лишайниковых группировок (лихеносинузий) эколого-ценотического профиля в Усманском бору. Профиль (0.1 × 3 км) проложен в окрестностях биостанции Воронежского государственного университета и включает в себя различные типы леса — пойменные ивняки и ольшаники, свежий бор, свежую суборь, осиново-молиниевый и разнотравный березняки, небольшой фрагмент сухого бора.

Сбор и обработка лихенологического материала проводились по общепринятым методам (Окснер, 1974), описание эпифитного лишайникового покрова (ЭЛП) — по методике Л. Г. Бязрова (1968). Для оценки сформированности лишайникового покрова (ЛП) использовалась шкала степеней сформированности, аналогичная шкале В. Д. Александровой (1983). Проективное покрытие эпифитных лишайников определялось с помощью «сетки Раменского» (10 × × 10 см) путем ее наложения на сторону ствола форофита с наибольшим лишайниковым покрытием в двух горизонтах — прикомлевом (до 0.6 м) и стволовом (выше 0.6 м). Эпиксильные группировки изучались так же, как эпифитные. Учет проективного покрытия эпигеидных лишайников проводился визуально на пробных площадках (по 1 м^2) с вычислением средней его величины. Для географического анализа использовалась классификация геоэлементов, разработанная рядом отечественных исследователей (Трасс, 1970; Окснер, 1974; Голубкова, 1983, и др.).

Результаты и их обсуждение

В различных типах леса на профиле нами выявлено 46 видов лишайников из 22 родов, принадлежащих 13 семействам и группе несовершенных лишайников, что составляет около 41% всего видового состава лихенофлоры

изученного лесного массива. Учитывая сравнительно небольшую площадь профиля, можно говорить о значительном разнообразии экологических условий на выбранном участке и правомерности некоторых сделанных в дальнейшем обобщений для всей территории Усманского бора.

Лишайниковый компонент представлен в большем или меньшем объеме во всех типах лесных биоценозов экологического профиля. Талломы имеют в подавляющем большинстве случаев хорошую жизненность, несут присущие каждому виду плодовые тела или органы вегетативного размножения.

Сформированность эпифитного лишайникового покрова варьирует в различных типах леса от отдельных слоевищ (1—5% проективного покрытия) до связного лишайникового покрова (20—75%), что зависит от породы и возраста форофитов, увлажненности и освещенности местообитаний.

Эпигеидный лишайниковый покров наблюдается на небольшом (около 100 м^2) участке профиля, представляющем собой сухой или лишайниковый бор. Напочвенный покров выражен достаточно хорошо, проективное покрытие местами достигает более 60%.

Эпиксильные лишайниковые группировки на протяжении всего профиля сильно различаются по видовому составу, сформированности и представленности в биоценозах. В целом для профиля характерно наличие на валежнике и пнях лишайников из эпифито-эпиксильных, эпигеидо-эпиксильных или эврисубстратных групп, доля облигатных эпиксильных видов ничтожно мала, т. е. эпиксильные лихеносинузии изученного участка нельзя считать высокоспецифичными.

Как отмечено выше, на экологическом профиле выделяются разные типы лесных биоценозов, лишайниковые компоненты в которых существенно различаются.

В ивняке, расположенном в пойме р. Усмань, проведены описания ЭЛП ивы пепельной *Salix cinerea* L. (средний диаметр ствола $D_{ср.}$ = 6.2 см) и ивы белой, или ветлы *Salix alba* L. ($D_{ср.}$ = 51.5 см). ЭЛП на 90% составляют форофиты, преимущественная экспозиция произрастания эпифитных лишайников — северо-восточная.

На *Salix cinerea* выявлено 6 видов лишайников, в основном на ветвях и в стволовом горизонте. Среднее проективное покрытие (ПП$_{ср.}$) прикомлевого горизонта составляет всего 5.2%, ЭЛП представлен чаще всего отдельными слоевищами; для стволов и ветвей ПП$_{ср.}$ — 30.9%. В ЭЛП входят в основном семиагрегации. Чаще всего встречается синузия Rinodina sophodes + Parmelia sulcata (номенклатура здесь и далее приводится, как правило, по R. Egan (1987) и R. Santesson (1993)). Другие виды лишайников (например, *Physconia grisea, Physcia stellaris*) встречаются спорадически, их проективное покрытие — около 1%. Среднее видовое разнообразие эпифитных лишайников (ВР$_{ср.}$) для ивы пепельной невелико — 1.7 вида на 1 форофит (в дальнейшем указывается только число).

Значительно богаче видами ЭЛП *Salix alba* (выявлено 11 видов лишайников). Среднее видовое разнообразие — 4.6, это наивысшее значение для всего профиля. ПП$_{ср.}$ прикомлевой части стволов *S. alba* незначительно — 12.7%. ЭЛП представлен отдельными талломами или агрегациями *Physcia tenella*, реже — синузией Physconia grisea + Parmelia sulcata. Указанная синузия встречается в 90% случаев в стволовом горизонте *S. alba*, на 60% форофитов к ней добавляется *Physcia tenella*. Достаточно постоянно присутствие *Lecanora saligna, Physconia distorta, Xanthoria parietina*. Спорадически встречаются *Phaeophyscia orbicularis, Parmelia acetabulum* и др. ПП$_{ср.}$ стволового горизонта ветлы — 46.7%, ЭЛП представлен семиагрегациями и связным ЛП.

На валежнике и сухих ветвях в ивняке встречено 4 вида лишайников — *Lecanora saligna, Parmelia sulcata, Physcia stellaris, Xanthoria parietina* в различных сочетаниях, наиболее часто наблюдалось наличие синузии Parmelia

sulcata + Physcia stellaris. В целом на изученном участке ивняка выявлено 13 видов лишайников, 7 из которых характерны для *Salix alba* и ее валежника, 2 — для *S. cinerea* и ее валежника, 4 вида встречаются одновременно на всех указанных типах субстрата.

В ольшанике на всех описанных деревьях ольхи клейкой *Alnus glutinosa* L. ($D_{ср.}$ = 45.2 см) обнаружены эпифитные лишайники (всего 11 видов). Преимущественные экспозиции ЭЛП — северная и северо-восточная. $ПП_{ср.}$ прикомлевого горизонта составляет 25.3, стволового — 40.1%, типы сформированности ЛП — семиагрегации, связной и (редко) сплошной ЛП. В основном ЭЛП представлен моновидовым *Scoliciosporum chlorococcum*, встречающимся на 100% форофитов. До 6% проективного покрытия стволового горизонта 50% форофитов занимает *Lecanora chlarona*. Таким образом, наиболее типичной лихеносинузией ольхи является Scoliciosporum chlorococcum + Lecanora chlarona. Остальные выявленные виды (*Parmelia sulcata, Cladonia parasitica, Buellia punctata* и др.) встречаются спорадически (на 5—10% форофитов) и не образуют синузий, а располагаются отдельными пятнами. $ВР_{ср.}$ ольшаника — 2.1.

Для валежника и пней в данном типе леса наиболее характерна синузия Scoliciosporum chlorococcum + Parmelia sulcata.

На участке свежего бора эпифитные лишайники выявлены на 95% деревьев сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. ($D_{ср.}$ = 40.2 см). Преобладает ЭЛП с северо-восточной и восточной экспозициями. $ПП_{ср.}$ прикомлевого горизонта составляет 32.5%, ЭЛП представлен семиагрегациями и связным ЛП с характерными синузиями Cladonia parasitica + Hypogymnia physodes (на 35% форофитов) и Hypocenomyce scalaris + Hypogymnia physodes (на 25% форофитов). $ПП_{ср.}$ стволового горизонта — 27.1%, ЭЛП стволов представлен в основном *Scoliciosporum chlorococcum*, проективное покрытие которого в единичных случаях достигает 85%. Для стволовой части 25% форофитов характерна синузия Scoliciosporum chlorococcum + Hypogymnia physodes. Другие виды (*Chaenotheca furfuracea, Tuckermanopsis pinastri*) встречаются изредка (на 5—10% форофитов) и имеют небольшое проективное покрытие — 1—8%.

На пнях и валежнике в этом типе леса обнаружены *Cladonia parasitica, C. rei, Tuckermanopsis pinastri* и *Hypogymnia physodes*, причем 2 последних вида особенно характерны для срезов старых пней и часто образуют синузию с проективным покрытием до 45%.

Всего в свежем бору выявлено 7 видов лишайников, $ВР_{ср.}$ — 2.2.

Намного разнообразнее видовой состав лишайников березняка осиново-молиниевого, в котором выявлено 20 видов.

ЭЛП березы пушистой *Betula pubescens* Ehrh. ($D_{ср.}$ = 25.8 см) представлен 7 видами преимущественно с северо-восточной экспозицией. Лишайники обнаружены на 95% форофитов, $ВР_{ср.}$ березы — 2.2. В прикомлевом горизонте берез $ПП_{ср.}$ составляет 22.2%. Характерны мохово-лишайниковые синузии, например зеленые мхи + *Cladonia ramulosa* или зеленые мхи + *C. parasitica*, причем доминирующими являются мхи. $ПП_{ср.}$ стволового горизонта — 48.6%. Наибольшая частота встречаемости (в 80% случаев) и наибольшее проективное покрытие (до 90%) принадлежат *Scoliciosporum chlorococcum*. На 60% форофитов этот вид образует синузию с *Hypogymnia physodes*. Такие виды, как *Lecanora chlarona, Tuckermanopsis pinastri, Lecidella euphorea*, встречаются спорадически (в 5—15% случаев) и имеют небольшое проективное покрытие.

На валежнике и пнях *Betula pubescens* выявлены *Cladonia bacillaris, C. fimbriata, C. parasitica, C. ramulosa, Xylographa abietina* (последний вид — новый для Воронежской обл.). Чаще всего на боковых поверхностях пней встречается синузия Cladonia bacillaris + C. ramulosa.

Таким образом, на березе, ее пнях и валежнике выявлено 10 видов лишайников. Следует отметить, что по таксономическому составу эпифитных лишайников береза и сосна имеют более 50% общих видов. Этому, вероятно,

способствует определенное сходство свойств коры: pH коры сосны равен 3.6, березы — 3.7 (Инсарова, Инсаров, 1989).

На осине *Populus tremula* L. ($D_{ср.}$ = 14.5 см), составляющей второй ярус древостоя березняка осиново-молиниевого, выявлено 10 видов лишайников преимущественно с восточной и северо-восточной экспозициями. $ВР_{ср.}$ при этом невелико — 1.8. Для ЭЛП молодых осин характерно низкое среднее проективное покрытие как в прикомлевом, так и в стволовом горизонтах форофитов — соответственно 10.3 и 10.4%. Сформированность ЭЛП мала, среди одиночных талломов изредка попадаются агрегации. Синузий лишайники не образуют, а располагаются отдельными пятнами, проективное покрытие — до 12%. Исключение составляет *Lecidella elaeochroma*, проективное покрытие которого в одном описании равно 33% в прикомлевом и 40% в стволовом горизонтах.

На гниющих осиновых пнях и валежнике выявлены *Cladonia coniocraea, Parmelia sulcata, Physconia grisea, Candelariella aurella.* Чаще всего встречается синузия Cladonia coniocraea + Parmelia sulcata. В целом на осине, ее валежнике и пнях обнаружено 12 видов лишайников.

Для ЭЛП осины и березы выявлено 2 общих вида — *Lecidella euphorea* и *Cladonia parasitica,* но частота встречаемости и проективное покрытие этих видов на березе больше, чем на осине. Лихенофлора осины имеет большее сходство с лихенофлорой ольхи — около 50% общих видов. Заметно сходство видового состава эпифитных лишайников осины и ветлы (около 40% общих видов). Интересно, что значения pH коры осины, ветлы и ольхи довольно сильно различаются: они равны 5.9, 5.1 и 4.1 соответственно. Виды лишайников, встречающиеся одновременно на таких различных типах субстрата, являются мультизональными и в основном эврисубстратными, что дает основание считать лихенофлору указанных пород низкоспецифичной.

Видовой состав эпифитных лишайников березняка разнотравного совпадает с таковым, характерным для берез в вышеописанном типе леса. На 95% форофитов ($D_{ср.}$ = 24.5 см) обнаружено всего 7 видов лишайников; $ВР_{ср.}$ — 2.2. В прикомлевом горизонте лишайники занимают в среднем 23.5% проективного покрытия и образуют уже названные выше синузии с зелеными мхами. $ПП_{ср.}$ стволового горизонта выше — 46.7%, ЭЛП представлен семиагрегациями и связным ЛП. Для стволов 60% форофитов характерна синузия Scoliciosporum chlorococcum + Hypogymnia physodes. Изредка встречаются *Lecanora chlarona, Tuckermanopsis pinastri, Lecidella euphorea.*

На срезах старых пней выявлена синузия Tuckermanopsis pinastri + + Hypogymnia physodes, на боковых частях пней и валежнике чаще всего встречаются *Cladonia parasitica* и *C. ramulosa.*

В свежей субори нами собрано 17 видов лишайников. Для сосны ($D_{ср.}$ = = 56.3 см), образующей первый ярус древостоя, характерны 6 видов лишайников, $ВР_{ср.}$ — 2.2. Преобладает ЭЛП с северной и северо-восточной экспозициями. $ПП_{ср.}$ прикомлевого горизонта составляет 56.8%. Наиболее часто (на 45% форофитов) встречается синузия Hypocenomyce scalaris + Hypogymnia physodes. Эта же синузия присутствует в стволовом горизонте 55% форофитов, на 30% форофитов произрастает отдельными пятнами *Scoliciosporum chlorococcum.* $ПП_{ср.}$ стволового горизонта сосны — 23.9%, ЭЛП представлен в основном семиагрегациями. На 45% обследованных сосен в прикомлевой части стволов произрастает с довольно значительным проективным покрытием (до 34%) *Cladonia coniocraea*, но синузий с вышеуказанными видами не образует, так как встречается на высоте 0—0.2 м в геоплезных условиях. Кроме названных видов, спорадически на комлях сосны произрастают *Cladonia botrytes* и *Chaenotheca furfuracea.*

В прикомлевом горизонте дуба черешчатого *Quercus robur* L. ($D_{ср.}$ = 24.4 см), образующего второй ярус древостоя свежей субори, в 70% случаев обнаружен вид *Cladonia parasitica*, на 35% форофитов он образует синузию с *Hypogymnia*

physodes. ПП$_{ср.}$ прикомлевого горизонта дубов — 30.6%, ЭЛП представлен семиагрегациями и (реже) связным ЛП. В стволовом горизонте 90% дубов (ПП$_{ср.}$ — 43.1%) встречается вид *Evernia prunastri*, образующий в 55% случаев синузии с *Hypogymnia physodes.* На 35% форофитов в стволовом горизонте преобладает *Lecidella elaeochroma*, и тогда присутствие *Evernia prunastri* и *Hypogymnia physodes* незначительно. Изредка встречаются *Lecidella euphorea, Chaenotheca stemonea, Parmelia sulcata, Tuckermanopsis pinastri.* ВР$_{ср.}$ дуба черешчатого — 3.2.

Лишайниковый покров *Quercus robur* (pH коры — 4.3) в свежей субори имеет 40% видов, общих с видами лихенофлоры сосны обыкновенной. Общими являются бореальные виды. Интересно, что в прикомлевом горизонте дубов формируется типично «сосновая» синузия Cladonia parasitica + Hypogymnia physodes. В стволовом горизонте дуба неморальный вид *Evernia prunastri* образует синузию с бореальным видом *Hypogymnia physodes.* Таким образом, наблюдается непосредственное и довольно сильное влияние сосны как основного эдификатора, распространяющееся и на эпифитную лихенофлору других пород форофитов.

В свежей субори чрезвычайно богат видовой состав лишайников валежника и пней — 11 видов: *Lecanora varia, Parmelia sulcata, Tuckermanopsis pinastri, Chaenotheca stemonea, Cladonia bacillaris, C. botrytes, C. coniocraea, C. macilenta, C. parasitica, Hypogymnia physodes, Lepraria incana.* Все они являются эпифито-эпиксильными или эпигеидо-эпиксильными. Для сосновых пней и валежника характерны 9 видов лишайников, для дубовых — 6, причем *Chaenotheca stemonea* и *Lepraria incana* специфичны для дубовых пней.

Для срезов старых пней как дуба, так и сосны характерна синузия Hypogymnia physodes + Tuckermanopsis pinastri. На боковых поверхностях пней в различных сочетаниях встречаются все указанные виды рода *Cladonia*, образующие сплошной ЛП.

Наиболее специфичен лишайниковый компонент небольшого (около 100 м^2) фрагмента эколого-ценотического профиля, представляющего собой сухой бор.

На всех соснах ($D_{ср.}$ = 28.9 см) в этом типе леса обнаружены эпифитные лишайники (всего 7 видов). ЭЛП располагается преимущественно с северной экспозиции. ВР$_{ср.}$ — 3.3, это наивысший показатель для сосны на протяжении всего профиля.

ПП$_{ср.}$ прикомлевого горизонта составляет 57.7, стволового — 27.9%. Для комлей и стволов сосен в сухом бору наиболее типична синузия Hypocenomyce scalaris + Hypogymnia physodes, обнаруженная на 60% форофитов. На 40% форофитов к указанной синузии добавляется *Usnea hirta*, а в стволовом горизонте 50% форофитов — *Evernia mesomorpha.* Только на данном участке профиля в ЭЛП сосны обнаружены *Hypogymnia tubulosa* и редкий для Воронежской обл. вид *Usnea subfloridana* (Мучник, 1991).

В напочвенном покрове сухого бора выявлено 4 вида эпигеидных лишайников. Характерны синузии Cladonia arbuscula + C. rangiferina и Cladonia arbuscula + C. rangiferina + C. phyllophora. Все эти виды произрастают в одной плотной лишайниковой дернине. Обособленными участками располагаются талломы *Cladonia grayi* (новый вид для Воронежской обл.), проективное покрытие — около 1%.

Для сосновых пней типичны лихеносинузии Tuckermanopsis pinastri + + Hypogymnia physodes, Cladonia parasitica + C. ramulosa, C. rei + C. bacillaris. На почти полностью разложившейся древесине сосны произрастает мохово-лишайниковая синузия с участием *Cladonia rangiferina.*

Всего в сухом бору собрано 15 видов лишайников, 8 из которых характерны только для этой части профиля. Учитывая небольшую общую площадь этого

Пространственное размещение лишайников Усманского бора по типам леса (1—7)

Географические элементы лихенофлоры	Число видов						
	1	2	3	4	5	6	7
Бореальный	2 (15.3%)	4 (36.4%)	7 (100%)	8 (40.0%)	5 (62.5%)	12 (70.6%)	14 (93.3%)
Неморальный	5 (38.5%)	5 (45.4%)	—	4 (20.0%)	1 (12.5%)	1 (5.9%)	—
Мультизональный	6 (46.2%)	2 (18.2%)	—	7 (35.0%)	2 (25.0%)	4 (23.5%)	—
Ното-бореальный	—	—	—	—	—	—	1 (6.7%)
Гипоарктомонтанный	—	—	—	1 (5.0%)	—	—	—
Итого	13 (100%)	11 (100%)	7 (100%)	20 (100%)	8 (100%)	17 (100%)	15 (100%)

Примечание. Типы лесных сообществ: 1 — ивняк, 2 — ольшаник, 3 — свежий бор, 4 — березняк осиново-молиниевый, 5 — березняк разнотравный, 6 — свежая суборь, 7 — сухой бор.

типа леса на профиле, можно говорить о высоком видовом богатстве и специфичности лихенофлоры.

Особый интерес представляют закономерности пространственного размещения лишайников профиля в результате проведенных совместно географического и эколого-ценотического анализов (см. таблицу).

Наибольшая доля бореальных видов наблюдается в коренных типах лесных сообществ Усманского бора, расположенных на водораздельных участках профиля — в свежем бору, свежей субори и в сухом бору. В этих типах леса достаточно высок уровень сформированности ЭЛП, представленного в основном связным ЛП или семиагрегациями.

В осиново-молиниевом и разнотравном березняках, являющихся производными (вторичными) типами лесов, процент бореальных видов уменьшается, значительно увеличивается доля неморальных и особенно мультизональных видов. Неморальные и мультизональные виды приурочены чаще всего к осине, ее пням и валежнику, а бореальные — к березе пушистой. Уровень сформированности ЭЛП довольно низок, типичны агрегации, реже — семиагрегации на березе. ЭЛП осины фактически состоит из обособленных талломов. Вероятно, это можно объяснить сравнительно малым возрастом форофитов в данных типах леса.

Самый высокий процент неморальных видов лишайников наблюдается в пойменных лесах экологического профиля — ивняке и ольшанике. Кроме того, в ивняке около 50% видового состава лишайников — мультизональные, неспецифичные виды, эти же виды образуют характерные синузии.

В целом причин такого распределения несколько: иной режим увлажнения в пойме (разливы реки, высота грунтовых вод), наличие исключительно лиственных пород форофитов, другие, нежели на водоразделе, температурный режим и освещенность.

Предположительно наиболее стабильными будут состав лихенофлоры и лихеносинузии участков профиля, представляющих собой коренные сообщества, тогда как лихенофлора пойменных и производных типов леса со временем будет подвергаться определенным изменениям.

Выводы

1. Лихенофлора экологического профиля включает в себя 46 видов из 22 родов, принадлежащих 13 семействам и группе несовершенных лишайников.

2. Наибольшим видовым богатством отличаются свежая суборь и березняк осиново-молиниевый (соответственно 17 и 20 видов лишайников), а наибольшей специфичностью и наличием редких видов лишайников характеризуется фрагмент сухого бора.

3. В различных типах лесных сообществ профиля выявлены типичные эпифитные лихеносинузии *Salix cinerea* (1), *S. alba* (2), *Alnus glutinosa* (1), *Pinus sylvestris* (5), *Betula pubescens* (3, включая мохово-лишайниковые синузии), *Quercus robur* (2), а также 7 типов эпиксильных и 2 типа эпигеидных лихеносинузий.

4. Лихенофлора сосны как основного эдификатора оказывает определенное влияние на видовой состав эпифитной лихенофлоры дубов, в прикомлевом горизонте которых образуется бореальная «сосновая» синузия Hypogymnia physodes + Cladonia parasitica, а в стволовой части неморальный вид *Evernia prunastri* образует синузию с бореальным видом *Hypogymnia physodes*.

5. Эпиксильные лихеносинузии эколого-ценотического профиля нельзя считать высокоспецифичными, поскольку они образованы в основном лишайниками из эпифито- и эпигеидо-эпиксильных, а также из эврисубстратных групп. Из группы облигатных эпиксилов на профиле найден только 1 вид — *Xylographa abietina*.

6. В коренных типах лесных сообществ профиля преобладают лишайники бореальных видов. Доля неморальных и мультизональных видов возрастает в производных и превалирует в пойменных типах леса.

7. Предположительно лихенофлора и лихеносинузии коренных типов лесных сообществ более стабильны, чем таковые производных и пойменных типов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Растительность полярных пустынь СССР. Л., 1983. 143 с.

Бязров Л. Г. Программа и методика стационарного изучения синузий эпифитных лишайников в биогеоценозах широколиственно-еловых лесов // Матер. 3-й Закавк. конф. по споровым растениям, посвященной 50-летию ВОСР. Тбилиси, 1968. С. 228—232.

Голубкова Н. С. Анализ флоры лишайников Монголии. Л., 1983. 247 с.

Инсарова И. Д., Инсаров Г. Э. Сравнительные оценки чувствительности эпифитных лишайников различных видов к загрязнению воздуха // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л., 1989. Т. 12. С. 113—175.

Мучник Е. Э. Лихенофлора охраняемых территорий Воронежской области // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1629—1637.

Окснер А. Н. Определитель лишайников СССР. (Морфология, систематика и географическое распространение). Вып. 2. Л., 1974. 283 с.

Трасс Х. Х. Элементы и развитие лихенофлоры Эстонии // Уч. зап. Тартуск. ун-та. 1970. Т. 9. С. 5—233. (Тр. по ботанике. Вып. 268).

Egan R. S. A fifth checklist of the lichen-forming, lichenicolous and allied fungi of the continental United States and Canada // Bryologist. 1987. N 2. P. 77—196.

Santesson R. The lichenes and lichenicolous fungi of Sweden and Norway. Lund, 1993. 240 p.

Воронежский
государственный университет

Получено 21 II 1994

SUMMARY

Some features of lichen distribution in different forest types of «Usmanskiy bor» pine forest are determined. Two lichen species new for the Voronezh region are recorded. The characteristic features of the lichen cover and the typical epiphytic, epixylous and epigeal lichen synusia are given. The complex geographical and phytocoenological analysis of the lichen flora of the primary, secondary and flood-plane forest phytocoenoses is conducted.

УДК 581.524.3 © Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 12

А. М. Невидомов

ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ АССОЦИАЦИЙ ТОПОЛЕВЫХ ЛЕСОВ ПОЙМ ЮГО-ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

A. M. NEVIDOMOV. ECOLOGO-PHYTOCOENOTICAL PATTERNS IN THE DISTRIBUTION OF POPLAR FORESTS ASSOCIATIONS IN THE FLOODPLAINS OF THE SOUTH-EASTERN PART OF EUROPEAN RUSSIA

Поймы юго-востока европейской части России представлены в основном реками Волго-Уральского бассейна. На основании собственных геоботанических исследований в северной части Волго-Ахтубинской поймы и анализа опубликованных данных подтверждается роль рельефа как интегрального экологического критерия в распределении долинных тополевых лесов Нижней Волги и Урала. Они представлены здесь тремя формациями — осокорников, белотопольников и осинников. Тип леса понимается как этап лесообразовательного процесса, состоящего из ряда последовательных стадий развития — лесных ассоциаций. Для тополевников выделены следующие основные типы леса. I. Прирусловой лесной комплекс: 1) осокорник низинный (одна ассоциация), 2) осокорник по гривам (две ассоциации), 3) белотопольник по гривам (три ассоциации). II. Лесной комплекс переходной пологогривистой поймы: 1) осинник по гривам (одна ассоциация).

Юго-восток европейской части России находится в пределах сухостепной и полупустынной природных зон, характеризующихся аридным климатом. Пойменные леса здесь — явление сугубо интразональное. Они сформировались в результате дополнительного увлажнения пойменных территорий паводковыми и грунтовыми водами.

Как известно, образование пойм как особых природно-территориальных комплексов (ПТК) обусловливается процессами аллювиальности и поемности, т. е. эрозионно-аккумулятивной деятельностью реки. Поэтому гологенетические сукцессии растительности в поймах принято также называть аллювиальными сменами.

Для прирусловой части поймы характерна максимальная активность рельефообразования (крупные гривы и глубокие межгривные понижения). В лабильных условиях среды здесь развиваются быстро сменяющие друг друга во времени и пространстве фитоценозы, которые должны быть отнесены к категории серийных (Clements, 1928; Растительность..., 1980). Поэтому леса прирусловой зоны поймы образованы быстро растущими древесными породами (ивами, тополями), характеризующимися признаками пород-пионеров по классификации Г. Ф. Морозова (1970, 1971).

В переходной от прирусловой к центральной части поймы напряженность аллювиально-поемных процессов постепенно сглаживается и мезорельеф приобретает пологогривистые формы. Здесь уже могут образовываться субклимаксовые лесные широколиственные (вязово-дубовые) формации, имеющие признаки основных лесообразователей по классификации Морозова (1970, 1971).

Центральная часть поймы наиболее сглаженная, более пониженная, часто заливаемая полыми водами. Лесных формаций здесь нет. Данная зона поймы целиком луговая.

Притеррасная часть в поймах рек юго-востока европейской части России, как правило, не выражена (Иванов, 1953; Киреев, 1964; Растительность..., 1980).

Таким образом, можно считать, что экологический ряд фитоценозов по поперечному профилю пойм является одновременно и сукцессионным (т. е. эколого-генетическим), генетическая линия развития пойменной растительности, в понимании Б. П. Колесникова (1937), выражена в форме высотно-экологических рядов.

Предыдущие наши работы (Невидомов, 1993б; Невидомов, Логинова, 1993) были посвящены дубнякам как субклимаксовому (заключительному) этапу основного обобщенного природного эколого-генетического ряда развития лесной растительности пойм юго-востока европейской части России. В настоящей статье содержится описание типов естественных тополевых лесов как средних звеньев этого ряда. Характеристике ивовых ассоциаций как начальных стадий развития лесной растительности в поймах региона мы намерены посвятить следующую статью.

Наши массовые эколого-геоботанические и лесотипологические исследования всех древесно-кустарниковых формаций в северной части Волго-Ахтубинской поймы проводились в течение 1986—1992 гг. по единым методикам, приведенным нами ранее (Невидомов, 1993б; Невидомов, Логинова, 1993).

Основная единица классификации — тип леса — понималась нами, согласно трактовке Колесникова (1956, 1958, 1974), как комплексный по содержанию синтаксон, представленный серией последовательных стадий развития леса (лесных сочетаний, по Б. А. Ивашкевичу (1933), растительных ассоциаций, по В. Н. Сукачеву (1934), типов лесных биогеоценозов, по Сукачеву (1972), ассоциаций, по Б. П. Колесникову (1937), типов насаждений, по Колесникову (1956, 1958), типов древостоев, по П. С. Погребняку (1955) и Д. В. Воробьеву (1953), лесных ассоциаций, по И. Д. Юркевичу, В. С. Гельтману (1970), фаз как типов состояния фитоценозов, по В. С. Ипатову, Г. Г. Герасименко (1992), и т. п.) за отрезок времени, равный продолжительности существования хотя бы одного поколения лесообразующей древесной породы (Колесников, 1956, 1974). В пространстве тип леса сопряжен с определенным типом условий местопроизрастания (Колесников, 1956). Наконец, «тип лесорастительных условий» в системе Колесникова (1958) объединяет типы леса и типы их условий местопроизрастаний в пределах одного генетического ряда развития лесной растительности. Сложившийся азональный «комплекс типов лесорастительных условий» (высшая единица классификации лесорастительных условий, по Колесникову (1956)) в поймах рек аридной зоны юго-востока европейской части России в общих чертах может быть охарактеризован следующим образом.

Несмотря на смягчающее действие пойменных условий, климат Волго-Ахтубы резко континентальный, с высокими суточными и годовыми амплитудами температур, низким среднегодовым количеством осадков (300 мм) при испаряемости, в 3 раза превышающей эту величину (900 мм), холодной малоснежной зимой, очень жарким, знойным летом с максимумом температуры, достигающей 40 °С, и непродолжительными переходными сезонами. Особенностями климата долины р. Урал являются еще бóльшие по сравнению с климатом долины Нижней Волги континентальность и засушливость (Мищенко, Глазырин, 1993). В целом климатические условия юго-востока европейской части России довольно жесткие, аридные. При этом решающую роль здесь для пойменных лесов играет гидрологический режим рек со значительной неравномерностью стока как в годичном, так и в многолетнем циклах. Резко выраженная цикличность сохраняется и в настоящее время (Артемова, Сажин, 1986; Шеппель, 1986; Мищенко, Глазырин, 1993). Неравномерность стока значительно усугубляется зарегулированием основных водных артерий в 50—60-х годах. В итоге средний многолетний расход воды на Нижней Волге сократился на 39% (Артемова, Сажин, 1986), на р. Урал — на 18% (Мищенко, Глазырин, 1993). Недостаточная влагоемкость мелких пойменных почв с мощностью плодородного суглинистого слоя 0.5—1(1.5) м, раньше наблюдавшаяся лишь

в отдельные маловодные и засушливые годы (Лагерев, 1939), теперь стала практически ежегодно лимитирующим экологическим фактором.[1]

Новый гидрологический режим рек юго-востока вызвал интенсификацию процессов засоления мощных тяжелых (и потому маловодопроницаемых) пойменных почв, особенно там, где ежегодная промывка их в половодья сменилась лишь подпитыванием минерализованными грунтовыми водами (Шульга, 1984, 1986; Шульга и др., 1987; Шульга, Максимов, 1988). От интенсивного засоления наиболее плодородных ранее мощных разностей пойменных почв страдает прежде всего субклимаксовая формация дубрав (Невидомов, 1993б). Тополя в силу своих эколого-биологических свойств более устойчивы к действию засоления (Зеликов, 1981; Кузьменко, 1992).

Наконец, поймы низкого уровня неблагоприятны для лесных фитоценозов из-за повреждений и поломки древостоя и подроста льдом во время зимних паводков (Карлин и др., 1971; Брылев, 1976) и интенсивных глееобразовательных процессов в почвах в результате беспрецедентного по длительности затопления низкой поймы (Максимов, 1986; Шульга, 1986; Шульга и др., 1987; Шульга, Максимов, 1988).

Определяющая роль рельефа в формационной структуре пойменных лесов Нижней Волги отмечена еще С. Конардовым (1888) и подтверждена позднейшими исследованиями Волго-Ахтубинской поймы (Фурсаев, 1934, 1954; Киреев, 1964, 1969; Растительность.., 1980). Классическая схема развития пойменных ветловых и осокоревых лесов Нижневолжья при естественном гидрологическом режиме рек юго-востока представлена в работе Н. С. Шингаревой-Поповой (1935). Суть этой схемы заключается в следующем. Поскольку ивовые и тополевые леса представляют собой лесной комплекс прирусловой зоны поймы, их естественный генезис тесно связан с генезисом данного рельефа. Образование пойменного леса начинается с поселения пионерных группировок кустарниковых видов ив (тальников) на вновь возникающих аллювиальных отложениях (косах, отмелях, осередках); тальниковые заросли способствуют дальнейшей аккумуляции прирусловых наносов, т. е. местообитания прирусловья имеют тенденцию к постоянному поднятию над меженным уровнем реки. Далее пионерные группировки кустарниковых ив сменяются ветляниками на местообитаниях с преобладанием илистых отложений и осокорниками на местообитаниях с преобладанием песчаных отложений. Сначала возникают типы леса низинных осокорников и ветляников, затем постепенно, по мере аккумуляции аллювиально-поемных отложений они переходят соответственно в типы леса среднего и высокого уровней поймы. При этом возможности семенного возобновления данных лесообразующих пород снижаются. Интересно, что такие же закономерности выявил Колесников (1937) при изучении дальневосточных пойменных лесов из чозении. Он убедился в этом «...после ознакомления с работой Н. С. Шингаревой-Поповой (1935) о биологии осокоря и ветлы в пойме нижнего течения Волги. Выводы автора об экологии указанных пород, строении и динамике их ценозов до деталей совпадают с моими данными о чозении, несмотря на резко различные по климату районы наших исследований» (Колесников, 1937 : 757). Таким образом, здесь имеют место общие закономерности лесообразовательного процесса в поймах. При сопоставлении наших результатов по осокорникам поймы Нижневолжья с данными И. Т. Кузьменко (1992) по осокорникам в пойме

---

[1] Факт практической нелесопригодности маломощных пойменных почв при изменившемся гидрологическом режиме рек был почти одновременно и независимо констатирован для Волго-Донского бассейна в работах Лаборатории выращивания защитных насаждений в поймах ВНИАЛМИ (Шульга, 1984, 1986; Шульга и др., 1987; Шульга, Максимов, 1988), для Уральского бассейна — в работах Лаборатории лесоведения АН СССР (Кузьменко, 1992; Оськина, Беспалов, 1992). Этот факт нашел подтверждение и в наших исследованиях (Невидомов, Логинова, 1993; Newidomow, 1993a, b).

ТАБЛИЦА 1

Таксационные характеристики пойменных осокоревых

Тип леса	Местонахождение	Положение в рельефе	Условия поемности	Почва
Осокорник низинный	Волгоградская обл., Лещевский мехлесхоз, Лещевское лесничество, кв. 141, в. 4, ПП 9-86	Понижение вдоль ерика Воложка	Длительно-поемный	Аллювиальная луговая насыщенная среднесуглинистая на песке
	Волгоградская обл., Светлоярский мехлесхоз, Светлоярское лесничество, кв. 28, в. 25, ПП 77-87	Понижение вблизи низинного болота	То же	То же
	*Уральская обл., Уральский мехлесхоз, Дарьинское лесничество, ПП 5-83	Глубокое межгривное понижение в 115 м от реки	» »	Аллювиальная дерново-луговая насыщенная слоистая среднесуглинистая на песке
Осокорник по гривам	Астраханская обл., Черноярский мехлесхоз, Каменноярское лесничество, кв. 41, в. 2, ПП 66-87	Повышенный выровненный участок прирусловой поймы на границе с переходной поймой	Среднепоемный	Аллювиальная дерновая насыщенная слоисто-зернистая супесчано-суглинистая
	Волгоградская обл., Светлоярский мехлесхоз, Светлоярское лесничество, кв. 34, в. 9, ПП 80-87	Повышенный выровненный участок прирусловой поймы в 50 м от оз. Татарское	То же	То же
	Волгоградская обл., Светлоярский мехлесхоз, Светлоярское лесничество, кв. 3, в. 2, ПП 76-87	Выровненный участок на высоком подмываемом берегу в 50 м от реки	» »	» »
	*Уральская обл., Уральский мехлесхоз, Дарьинское лесничество, ПП 3-83	Выровненный участок на высоком подмываемом берегу в 40 м от реки	» »	» »
	Волгоградская обл., Среднеахтубинский мехлесхоз, Среднеахтубинское лесничество, кв. 15, в. 3, ПП 39-87	Высокая грива прирусловой поймы в 780 м от реки	Краткопоемный	Аллювиальная дерновая насыщенная слоистая суглинисто-супесчано-песчаная
	*Уральская обл., Уральский мехлесхоз, Дарьинское лесничество, ПП 6-83	Высокая грива в 78 м от реки	То же	То же

Примечание. ПП — пробная площадь, кв. — квартал, в. — выдел, ед. — единично, ТЧ — тополь черный, или обыкновенный (*Ulmus laevis* Pall.), ЯЗ — ясень зеленый, или ланцетный (*Fraxinus lanceolata* Borkh.). Звездочкой отмечены

Растительная ассоциация	Состав древостоя	Возраст, лет	Средние		Класс бонитета	Полнота древостоя	Запас стволовой древесины, $м^3$/га	Суховершинность, %
			высота, м	диаметр, см				
Осокорник ежевичный	9ТЧ1ИВД	40	20	28	IV	0.8	200	30
То же	7ТЧ3ИВД	30	17	20	IV	0.8	160	15—20
Осокорник ежевико-разнотравный	10ТЧ	45—52	20	25.8	IV	0.5	104	33
Осокорник ежевичный	5ТЧ1ТЧ3ИВД1ИВД + В	35	21	28.0	III	0.6	150	15
То же	10ТЧ + ИВД	40	23	24	III	0.7	200	20
» »	I ярус — 10ТЧед.ИВД II ярус — 10В + ЯЗ	20 —	13 10	14 9	IV —	0.7 —	64 55	— 60
Осокорник ежевиково-ландышевый с участием костра безостого и кирказона	I ярус — 10ТЧ II ярус —10В + ИВД	48 —	22 9	29.5 11.6	IV —	0.8 —	287 15	23 83
Осокорник разнотравно-злаково-черноколосоосоковый	9ТЧ1ИВД	55	23	32.0	IV	0.4—0.5	200	20
Осокорник разнотравно-безостокостровый с участием вейника наземного	10ТЧ	70	21.5	34.4	V	0.8	400	18

осокорь (*Populus nigra* L.), ИВД — ива древовидная, т. е. ива белая, или ветла (*Salix alba* L.), В — вяз гладкий, или данный из работы И. Т. Кузьменко (1992).

р. Урал (табл. 1) выявляются не только общие закономерности генезиса пойменной растительности, но и частные региональные особенности близких по природно-климатическим условиям районов исследований, выраженные единым природным эколого-генетическим рядом развития пойменных лесов по Волго-Уральскому варианту, выделенному в «Растительности европейской части СССР» (1980).

В настоящее время схему Шингаревой-Поповой (1935) необходимо скорректировать с учетом сильного антропогенного пресса на естественные пойменные ценозы, и прежде всего региональных изменений пойменных земель, обусловленных новым гидрологическим режимом рек. Следует сначала опровергнуть бытующее мнение, что осокорь поселяется в основном на песчаных и супесчаных почвогрунтах (Шингарева-Попова, 1935; Киреев, 1964, 1969, и др.). Еще Погребняк (1955 : 407) отмечал: «Наиболее благоприятными для поселения и развития осокоря являются те участки прирусловой зоны, где не застаивается вода, а песчаный с поверхности аллювий подстилается богатым разнофазным (слоистым) наносом. На таких субстратах осокорь образует наиболее производительные древостои». На мелких песчаных почвах в сложившихся ныне лесорастительных условиях пойм юго-востока осокорь сохнет, так же как и другие древесные породы. Мелкопочвенные песчаные местообитания сопряжены в основном с типом леса «осокорник по гривам» (Nigro-populetum pauci inundatum), причем на последних, заключительных стадиях его сукцессионного развития — на наиболее высоких гривах и повышениях, т. е. в злаковых (точнее, разнотравно-вейниково-безостокостровых, разнотравно-злаково-черноколосоосоковых) ассоциациях, что показано в табл. 1. В травяно-кустарничковом ярусе в этих ассоциациях увеличивается число рудерально-ксерофитных видов (табл. 2). Подлесок зачастую отсутствует. Подрост (единично поросль осокоря, ясень ланцетный *Fraxinus lanceolata* Borkh.) неблагонадежный.

Связь мелкопочвенных участков в прирусловой пойме с наиболее высоким положением их в рельефе отмечена также в классификации лесорастительных условий зарегулированных пойм аридной зоны В. Д. Шульги (1984). На несколько более пониженных участках прирусловья (на равнинах и гривах средневысокого уровня поймы) наблюдается значительно бóльшая седиментация более мелких (илисто-глинистых) частиц. Поэтому здесь произрастают наиболее продуктивные ежевичные ассоциации типа леса «осокорник по гривам» (табл. 1). Травяно-кустарничковый ярус в них характеризуется большей мезо- и мегатрофностью, мезо- и гигрофильностью (табл. 2). Имеется редкий подлесок (табл. 2). Возобновление древесных пород: подрост вяза неблагонадежный, ясень ланцетный более или менее благонадежный. Поскольку удовлетворительное естественное семенное возобновление тополя черного в этом типе осокорников крайне редко, в нем должны своевременно проводиться лесовосстановительные рубки для создания благоприятных условий для порослевого вегетативного возобновления.

Лесная формация «белотопольники» (Albo-Populeta) встречается довольно редко в виде отдельных разобщенных небольших колков, чередующихся с лугами, ветловыми и осокоревыми лесами. Она представлена в настоящее время преимущественно типом леса «белотопольник по гривам» (Albo-Populetum pauci inundatum), ассоциации которого подчиняются примерно тем же эколого-фитоценотическим закономерностям распределения в рельефе, что и лесная формация осокорников (Nigro-Populeta). Как указывают Н. В. Оськина, В. П. Беспалов (1992) для поймы р. Урал, высокопродуктивные древостои тополя белого I и II классов бонитета (ассоциация «белотопольник ежевичный») встречаются в мезопонижениях среднего экологического уровня поймы (высота над меженью реки — 4—5 м, меженный уровень грунтовых вод (УГВ) — 2—3.2 м), заливаемых более длительное время полыми водами, где в паводки

ТАБЛИЦА 2

Характеристика кустарникового и травяно-кустарничкового ярусов в типе леса «осокорник по гривам»

Виды растений	Обилие по Друде			
	осокорник ежевичный на ПП			осокорник разнотравно-злаково-черноколосоосоковый (ПП 39)
	66	76	80	
I. Кустарниковый ярус (подлесок)				
Amorpha fruticosa L.	sol	—	—	—
Crataegus ambigua C. A. Mey. ex A. Beck.	—	—	sol	—
Rhamnus cathartica L.	sp	sp	sp	—
II. Травяно-кустарничковый ярус				
Allium rotundum L.	—	—	—	sol
Amaranthus retroflexus L.	—	—	—	sol
Aristolochia clematitis L.	—	—	—	sp
Asparagus officinalis L.	—	sol	sol	sol
Bidens tripartita L.	—	—	sp	sol
Bromopsis inermis (Leys.) Holub	—	—	sp	cop_1
Calamagrostis epigeios (L.) Roth	sp	—	—	—
Cannabis ruderalis Janisch.	—	—	—	sol
Carex melanostachya Bieb. ex Willd.	cop_1	sp	sp	cop_3
Chenopodium album L.	—	—	—	sol
Cichorium inthybus L.	—	—	—	sp
Cirsium arvense (L.) Scop.	sol	sol	—	—
Convolvulus arvensis L.	—	—	—	sp
Elytrigia repens (L.) Nevski	—	—	—	sol
Equisetum arvense L.	—	—	—	sol
Eryngium planum L.	—	—	—	sp
Galium aparine L.	—	—	—	sol
G. boreale L.	—	—	sol	cop_1
G. verum L.	—	—	—	sol
Glechoma hederacea L.	sp	—	sol—sp	sp
Glycyrrhiza echinata L.	—	—	—	sp
Gratiola officinalis L.	—	—	—	sp
Inula britannica L.	—	—	—	sp
Lysimachia nummularia L.	sol	—	cop_1	sp
Medicago sativa L.	—	—	—	sol
Melandrium album (Mill.) Garcke	—	—	—	sol
Poa angustifolia L.	—	—	—	sp
P. nemoralis L.	—	—	—	sol
Plantago major L.	—	—	—	sol
Rubus caesius L.	cop_3	cop_3	cop_3	sp
Rumex acetosella L.	—	—	—	sol
Solanum dulcamara L.	sol	—	sol	sol
Sonchus arvensis L.	sol	—	—	—
Setaria viridis (L.) Beauv.	—	—	—	sol
Taraxacum officinale L.	—	—	—	sp
Thalictrum flavum L.	—	—	sol	sol
Urtica dioica L.	—	sol	—	—
Veronica longifolia L.	—	—	sol	sol
Vicia cracca L.	sol—sp	—	—	sol
Xanthium strumarium L.	—	—	—	sol

осуществляется достаточная седиментация илисто-суглинистого материала и формируются мощные суглинистые аллювиальные дерново-луговые насыщенные почвы. Среднепродуктивные фитоценозы тополя белого III и IV классов бонитета (белотопольники кирказоновые) образуются на выровненных или слегка повышенных по сравнению с предыдущими участках, кратковременно заливаемых паводковыми водами (высота этих участков над средней меженью реки — 5.3—6.7 м, меженный УГВ — 3—5 м; почвы аллювиальные дерновые, насыщенные слоистые суглинисто-супесчаные). Наконец, низкопродуктивные V класса бонитета усыхающие древостои тополя белого представлены ассоциацией «белотопольники вейниковые», которые находятся, как правило, в пойме высокого экологического уровня (высота над меженью реки — 6.8—7.2 м, меженный УГВ — 4.6—5.1 м), заливаются крайне редко и исключительно во время сильных паводков, когда отлагается преимущественно крупный (песчаный) материал, поэтому почвы здесь аллювиальные дерновые, насыщенные слоистые песчаные, с небольшими прослойками супеси. Почти те же самые градации распределения констатируются нами для белотопольников Нижней Волги (Невидомов, 1993а).

Нарушение схемы естественной динамики пойменных тополевых и ветловых лесов (Шингарева-Попова, 1935) происходит в результате искусственного регулирования паводков плотинами ГЭС. Зимние сбросы плотин ГЭС практически полностью затормозили естественный генезис низинных осокорников (Nigro-Populetum multi inundatum) в низкой пойме с меженным УГВ менее 2 м. Всюду, где действуют зимние паводки, наблюдается массовое усыхание тополевых и ивовых лесов. Они не успевают теперь трансформироваться в древостои среднего и высокого уровней поймы, как это было предсказано Шингаревой-Поповой (1935). Данные площади сильно захламлены валежом в результате механического действия льда зимних половодий. В травяно-кустарничковом ярусе в итоге также наблюдаются низкое проективное покрытие и небогатый видовой состав (табл. 3). Подлесок зачастую отсутствует. Естественное возобновление тополей сейчас не происходит. Иногда встречается подрост ясеня ланцетного (видимо, как более поймостойкой породы) с густотой от 0.5 и даже до 10 тыс. шт. на 1 га. В настоящее время бессмысленно вести разговор о каких бы то ни было последовательных стадиях развития этих деградирующих лесных площадей. Низинные осокорники представлены одной

ТАБЛИЦА 3

Характеристика травяно-кустарничкового яруса в типе леса «осокорник низинный» (ассоциация «осокорник ежевичный»)

Виды растений	Обилие по Друде на ПП	
	9	77
Aristolochia clematitis L.	sol	—
Asparagus officinalis L.	sol	sol
Bidens tripartita L.	—	sp—cop_1
Carex melanostachya Bieb. ex Willd.	sp	cop_3
Cirsium arvense (L.) Scop.	—	sp
Galium boreale L.	—	sp
Lycopus exaltatus L.	—	sp
Rubus caesius L.	sp—cop_1	cop_1
Rumex confertus L.	—	sol
Sonchus arvensis L.	—	sp
Thalictrum flavum L.	—	sp
Veronica longifolia L.	—	sp
Vicia sepium L.	sol	sp

ассоциацией «осокорник ежевичный». В зарегулированной пойме ежевика *Rubus caesius* L. является растением-индикатором благоприятных лесорастительных свойств почв только в условиях, исключающих зимнее затопление территории. В изменившихся гидрологических условиях пойм бонитет низинных осокорников резко снизился с Iа класса (Шингарева-Попова, 1935) до IV (Невидомов, 1993а).

Незначительные величины засоления мощных почв под тополевыми лесами не оказывают влияния на их рост (Зеликов, 1981). Кузьменко (1992) отмечал, что на пробных площадях (ПП) 3-83 и 6-83 в типе леса «осокорник по гривам» (табл. 1) наблюдается очень слабое, перемежающееся по слоям сульфатно-хлоридное и хлоридно-сульфатное засоление на глубинах 132—385 и 126—370 см соответственно, которое не оказывает угнетающего воздействия на древостой осокоря. Однако, как отмечает А. Н. Максимов (1986), в пойме низкого уровня в условиях анаэробиозиса, создаваемых беспрецедентным по длительности затоплением участков при искусственном зарегулировании стока, негативное действие солей усиливается, в том числе и на древостои тополя черного. И даже содержание 0.3% солей на глубине 1—2 м почвогрунта в данном случае может отрицательно влиять на рост осокоря (Максимов, 1986). На ПП 77-87 в типе леса «осокорник низинный» (табл. 1) на глубине 20 см нами было обнаружено засоление с плотным остатком водной вытяжки до 0.4%. Суховершинность 30-летнего древостоя здесь составила 5—20% (табл. 1).

Формацией тополевых лесов пойм юго-востока являются осинники (Tremuleta), занимающие невысокие гривы переходной поймы. Участок осинника ландышевого Tremuletum convallariosum площадью 1.2 га расположен в кв. 111, в. 13 Лещевского лесничества Лещевского мехлесхоза Волгоградской обл., восточнее самого крупного массива пойменной дубравы Волго-Ахтубы (кв. 111, в. 15, площадь 43.0 га) за Осиновым ериком. Это единственный осинник, обнаруженный нами на всей Волго-Ахтубинской долине. Указание на редкое естественное произрастание осины в этом месте мы находим еще у Конардова (1888). По-видимому, это крайняя точка естественного произрастания осины *Populus tremula* L. на южной границе дизъюнкции ее ареала (очаги осины встречаются гораздо южнее — в горно-лесном Крыму и на Кавказе). Спустя 100 лет после указания Конардова мы заложили в этом единственном осиннике Волго-Ахтубы пробную площадь (ПП 8) размером 0.26 га и впервые приводим материалы ее подробного изучения. Таксационная характеристика древостоя: состав — 10Ос + Д; возраст — 50—60 лет; средние: высота — 16 м, диаметр — 15 см; III класс бонитета; число стволов осины на 1 га: сырорастущих — 704, сухих — 400; запас осины: сырорастущий — 81, сухостоя — 26 м^3/га; число стволов дуба на 1 га: сырорастущих — 27, сухих — 4; запас дуба: сырорастущего — 5, сухостоя — 0.06 м^3/га; полнота древостоя — 0.7. Таким образом, запас сухостойных деревьев осины составил 24%. Усыхание естественного древостоя осины в настоящее время здесь вовсе не связано с несбалансированностью лесорастительных условий. Они в данном местообитании самые благоприятные при сложившемся гидрологическом режиме поймы (объект локализован на очень мощных, богатых, хорошо дренированных почвах). Усыхание осинового древостоя происходит вследствие биологических свойств этой породы-пионера: примерно до 40 лет осина растет быстро, позднее ее прирост заметно снижается, к 60—80 годам она погибает (Булыгин, 1985). Однако после усыхания дерева в корневой системе сохраняется жизнеспособность, и в течение определенного времени образуются новые корневые отпрыски; порослевое возобновление от пня у осины выражено слабо (Булыгин, 1985).

Естественное возобновление древесных пород на ПП 8 представлено корневыми отпрысками осины (4 м выс., 1 см в диам., возраст — 5—6 лет, 1.0 тыс. шт./га) и пневой порослью дуба (3 м выс., 2 см в диам., возраст — 6 лет, 1.2 тыс. шт./га).

ТАБЛИЦА 4

Характеристика кустарникового и травяно-кустарничкового ярусов в ассоциации «осинник ландышевый»

Виды растений	Обилие по Друде на ПП 8
I. Кустарниковый ярус (подлесок)	
Acer tataricum L.	sp
Rhamnus cathartica L.	sp—cop_1
Ulmus carpinifolia Rupp. ex Suckow	sol
U. glabra Huds.	sol
Viburnum opulus L.	sol
II. Травяно-кустарничковый ярус	
Agrimonia pilosa Ledeb.	sp
Aristolochia clematitis L.	sp
Asparagus officinalis L.	sol
Carex melanostachya Bieb. ex Willd.	cop_{1-2}
Convallaria majalis L.	cop_3
Rubus caesius L.	cop_1
Scrophularia nodosa L.	sp
Vicia sepium L.	cop_1

Характеристика кустарникового и травяно-кустарничкового ярусов в осиннике ландышевом на ПП 8 приведена в табл. 4.

Таким образом, в данной статье рассмотрены эколого-фитоценотические закономерности распределения ассоциаций всех формаций тополевых лесов долин рек юго-востока европейской части России, причем впервые с одновременным учетом как тенденций естественного лесообразовательного процесса в поймах, так и воздействий антропогенного фактора. Это сейчас особенно важно, потому что в данном регионе локальный уровень антропогенных изменений на пойменных землях многократно усиливается в связи с региональным уровнем этих изменений — зарегулированием стока рек.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артемова В. В., Сажин А. Н. Современные изменения гидрологических условий Волго-Ахтубинской поймы // Природа и хозяйственная деятельность в Нижнем Поволжье. Волгоград, 1986. С. 46—53.

Брылев В. А. Опыт классификации антропогенных изменений природных условий некоторых районов Волго-Ахтубинской поймы // Антропогенные воздействия на природные комплексы и экосистемы. Волгоград, 1976. С. 3—7.

Булыгин Н. Е. Дендрология. М., 1985. 280 с.

Воробьев Д. В. Типы лесов европейской части СССР. Киев, 1953. 449 с.

Зеликов В. Д. Почвоведение. М., 1981. 216 с.

Иванов В. В. Черная ольха в долине реки Урал // Природа. 1953. № 2. С. 111—112.

Ивашкевич Б. А. Дальневосточные леса и их промышленная будущность. Хабаровск, 1933. 168 с.

Ипатов В. С., Герасименко Г. Г. Основные теоретические подходы к динамической типологии леса // Лесоведение. 1992. № 4. С. 3—9.

Карлин В. Р., Трещевский Н. В., Шаталов В. Г., Якимов И. В. Пойменные леса. М., 1971. 153 с.

Киреев А. Ф. Растительность Волго-Ахтубинской поймы после перекрытия Волги // Изв. вузов СССР. Лесной журн. 1964. № 5. С. 39—41.

Киреев А. Ф. Ботанический очерк лесов Волго-Ахтубинской поймы // Вопр. ботаники и сельского хозяйства Нижнего Поволжья. Волгоград, 1969. С. 104—117.

Колесников Б. П. Чозения (*Chosenia macrolepis* (Turcz.) Kom.) и ее ценозы на Дальнем Востоке // Тр. ДВФ АН СССР. 1937. Сер. бот. Т. II. С. 703—800.

Колесников Б. П. Кедровые леса Дальнего Востока // Тр. ДВФ АН СССР. Сер. бот. Т. II(IV). М.—Л., 1956. 261 с.

Колесников Б. П. О генетической классификации типов лесов и задачах лесной типологии в восточных районах СССР // Изв. СО АН СССР. 1958. № 4. С. 113—124.

Колесников Б. П. Генетический этап в лесной типологии и его задачи // Лесоведение. 1974. № 2. С. 3—20.

Конардов С. Влияние разлива реки Волги на произрастание и возобновление леса // Лесной журн. 1888. № 6. С. 854—872.

Кузьменко И. Т. Почвенно-гидрологические условия осокорников в пойме р. Урал // Лесоведение. 1992. № 6. С. 28—38.

Лагерев А. Г. Усыхание пойменных лесов на юго-востоке // Лесное хозяйство. 1939. № 11. С. 40—43.

Максимов А. Н. Динамика окислительно-восстановительного потенциала почвы поймы низкого уровня // Бюл. ВНИАЛМИ. 1986. Вып. 2(48). С. 14—16.

Мищенко А. Б., Глазырин В. М. Состояние пойменных дубрав и меры по их сохранению // Лесное хозяйство. 1993. № 1. С. 30—33.

Морозов Г. Ф. Избранные труды. М., 1970. Т. I. 560 с.; 1971. Т. II. 536 с.

Невидомов А. М. Генетическая классификация тополевых и ветловых лесов Волго-Ахтубинской поймы // Лесоведение. 1993а. № 5. С. 40—47.

Невидомов А. М. Состояние лесных фитоценозов Волго-Ахтубинской поймы в связи с интенсивными процессами засоления почв // Бот. журн. 1993б. Т. 78. № 12. С. 99—110.

Невидомов А. М., Логинов Т. Д. Ксерофитизация растительного покрова северной части Волго-Ахтубинской поймы в связи с зарегулированием речного стока // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 1. С. 59—68.

Оськина Н. В., Беспалов В. П. Биологическая продуктивность белотополевников в пойме р. Урал // Лесоведение. 1992. № 6. С. 39—47.

Погребняк П. С. Основы лесной типологии. 2-е изд. Киев, 1955. 456 с.

Растительность европейской части СССР. Л., 1980. 429 с.

Сукачев В. Н. Избранные труды. Т. I. Основы лесной типологии и биогеоценологии. Л., 1972. 418 с.

Фурсаев А. Д. О географической зональности в распределении флоры и растительности поймы Нижней Волги // Уч. зап. Саратовск. ун-та. 1934. Т. 11. Вып. 2. С. 3—20.

Фурсаев А. Д. Растительность Волго-Ахтубинской поймы и перспективы ее улучшения // Вопр. улучшения кормовой базы в степной, полупустынной и пустынной зонах СССР. М.—Л., 1954. С. 100—107.

Шеппель П. А. Паводок и пойма. Волгоград, 1986. 240 с.

Шингарева-Попова Н. С. Пойменные осокоревые и ветловые леса. Л., 1935. 72 с.

Шульга В. Д. Классификация лесорастительных условий зарегулированных пойм аридной зоны // Бюл. ВНИАЛМИ. 1984. Вып. 1(42). С. 64—70.

Шульга В. Д. Анализ новых лесорастительных условий пойм юго-востока ЕТС // Бюл. ВНИАЛМИ. 1986. Вып. 2(48). С. 4—10.

Шульга В. Д., Азовцев В. В., Максимов А. Н. Лесорастительные условия пойм юго-востока ЕТС // Лесное хозяйство. 1987. № 4. С. 23—25.

Шульга В. Д., Максимов А. Н. О неэффективности традиционных лесовосстановительных мер в поймах юго-востока ЕТС // Бюл. ВНИАЛМИ. 1988. Вып. 1 (53). С. 59—62.

Юркевич И. Д., Гельтман В. С. Соотношение понятий «лесная ассоциация» и «тип леса» // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 1. С. 31—41.

Clements F. E. Plant succession and indicators. N. Y., 1928. 425 p.

Newidomow A. M. Über heutigen ökologischen Zustand des Niederwolgaauenbodens // Nachrichten. 1993a. Nr 22(87). S. 3.

Newidomow A. M. Eine grüne Oase. Besondere ökologische Bedeutung der Auenwälder an der Niederwolga // Nachrichten. 1993b. Nr 24(89). S. 3.

Нижегородский государственный педагогический университет

Получено 2 III 1994

SUMMARY

The floodplains of the south-eastern of European Russia are represented, mainly, by the rivers of the Volga-Ural basin. On the basis of own large scale geobotanical investigations (1986—1992) which have been performed in the northern part of the Volga-Akhtuba floodplain and the analyses of reported data on valley-forests of the lower Volga and Ural areas, the role of relief as an integral ecological criterion of their distribution is confirmed. Poplar forests are represented there as three formations, black poplar forests, white poplar forests and aspen forests. A peculiar forest type is considered to be a step in the forest development process consisting of a series of stages developed in successive order and reflected by the corresponding forest assotiations. As to poplar forests, the following principal forests types can be distinguished: I) the forest complex near a river bed, it includes: 1. lowland black poplar forest (associations including blackberry forest), 2. ridge black poplar forests (associations including a) blackberry forest, b) motley grass-black earsedge forests), 3. ridge white poplar forests (associations, including a) blackberry forest, b) *Aristolochia* forest, c) reed grass forest). II) the forest complex of the transitional slopy-ridge floodplain with ridge trembling poplar forest including May lily forest.

УДК 581.553 : 582.623.2(571.561.8) © Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 12

Н. А. Секретарева

СООБЩЕСТВА КУСТАРНИКОВЫХ ИВ НА ОСТРОВЕ ВРАНГЕЛЯ

N. A. SEKRETAREVA. THE WILLOW SCHRUB COMMUNITIES IN THE WRANGEL ISLAND

Дана краткая характеристика сообществ кустарниковых ив на о-ве Врангеля. Отмечена повышенная роль кустарниковых ив в сложении растительного покрова центральных и западных частей острова, где климат межгорных котловин благоприятен для их произрастания. Подробно охарактеризованы сообщества *Salix lanata* subsp. *richardsonii* из района верхнего течения р. Неизвестной, встречающиеся не только в поймах рек, но и в депрессиях водоразделов, и на склонах невысоких сопок. На основе 50 геоботанических описаний проведена эколого-флористическая классификация этих сообществ.

Своеобразием растительности о-ва Врангеля является наличие сообществ кустарниковых ив в его внутренних районах, где климат межгорных котловин благоприятен для сохранения и произрастания кустарников, о чем неоднократно упоминалось в литературе (Петровский, 1967, 1985; Юрцев, 1987; Пуляев, Петровский, 1989; Юрцев и др., 1989; Полозова, 1990). Это совершенно уникальное явление в подзоне арктических тундр о-ва Врангеля, где в прибрежных частях и более восточных его районах все ивы имеют только простратную форму роста (Полозова, 1990). В растительном покрове острова заметную роль среди кустарниковых ив играют *Salix glauca* [1] и *S. lanata* subsp. *richardsonii*. Первый вид, однако, чаще всего представлен расой *S. glauca* subsp. *callicarpaea* с простратной формой роста, имеющей наибольшее распространение в сухих и дренированных местообитаниях. Гемипростратная форма *S. glauca* с приподнимающимися ветвями, высотой до 35—40 см, встречается значительно реже, преимущественно в центральных и западных частях острова на некрутых склонах южной экспозиции, на высоких речных террасах (Петровский, 1967, 1985). Второй вид — *S. lanata* subsp. *richardsonii* на о-ве Врангеля является гемипростратным геоксильно-аэроксильным кустарником (Полозова, 1990) высотой от 25 до 75 см (изредка выше) и образует кустарниковые заросли во внутренних частях острова. Сохранению этих сообществ благоприятствует

---

[1] Названия сосудистых растений даны по «Арктической флоре СССР» (1961—1987).

наиболее теплый (в пределах острова) климат котловин как следствие защищенности от ветров с моря и морских холодных туманов.

Изучение кустарниковых ивовых сообществ проводилось нами летом 1987 г. в районе верхнего течения р. Неизвестной, где *S. lanata* subsp. *richardsonii* образует значительные по площади массивы. Следует отметить, что сообщества кустарниковых ив на о-ве Врангеля, как и на Чукотке, приурочены к местообитаниям с хорошим увлажнением и накоплением снега в зимний период, с достаточно дренированными и богатыми почвами. Однако разнообразие этих сообществ заметно ниже, чем в материковых районах Чукотки (Секретарева, 1989, 1992), что является следствием более суровых климатических условий на острове из-за малоснежности и низких температур. Отчасти незначительное разнообразие связано и с реликтовым характером популяций этого вида на острове. Их расселение, вероятно, происходило при более мягком климате и частично осушенном шельфе. На арктический характер сообществ *S. lanata* subsp. *richardsonii* о-ва Врангеля указывает присутствие (реже и доминирование) растений эварктов и гемиарктов (Чернов, Матвеева, 1979), имеющих широкое распространение в арктических тундрах. Это цветковые *Salix polaris, Alopecurus alpinus, Salix reptans, Saxifraga hirculus, Polygonum viviparum* и мхи *Ditrichum flexicaule, Distichium capillaceum*.

Физико-географические особенности района верхнего течения р. Неизвестной находят свое отражение в характере растительности. Район верхнего течения р. Неизвестной отличается более теплым и континентальным климатом, и его вместе с соседними районами среднего течения р. Мамонтовой и верхнего течения р. Тундровой относят (Юрцев и др., 1989) к особому подзональному варианту, в котором сочетаются признаки разных подзон — северных гипоарктических (типичных) и арктических тундр.[2] На выровненных умеренно дренированных суглинистых водоразделах широко представлены пятнистые ивково(*Salix reptans*)-осоково(*Carex lugens*)-дриадовые(*Dryas punctata*) лишайниково-моховые тундры, физиономически отчасти напоминающие плакорные пятнистые тундры п-ова Таймыр. При уменьшении степени дренированности постепенно выпадает из сообществ *D. punctata*, почти исчезают пятна голого грунта. На менее дренированных участках водоразделов здесь уже представлены мелкобугорковые тундры с *Carex lugens* и содоминированием *Salix reptans* и *S. pulchra*. В депрессиях водоразделов в районе исследования встречаются сообщества *S. lanata* subsp. *richardsonii*, в нижних ярусах которых представлены фрагменты тундровых сообществ с *Carex lugens*. Широкое распространение в районе верхнего течения р. Неизвестной на умеренно дренированных (обычно слабоувлажняемых летом) суглинистых пологих склонах и равнинах получили различные травяные тундры, где преобладают злаково(доминирует *Arctagrostis arundinacea*)-разнотравные сообщества. По мнению В. В. Петровского (1967), подвижность верхних слоев почвогрунтов и сильная снеговая корразия не благоприятствуют развитию мхов и лишайников и позволяют расселяться и образовывать различные сообщества цветковым растениям. Отчасти с этим связано и распространение сообществ кустарниковых ив с покровом из трав и кустарничков, слабым развитием мхов и лишайников не только в поймах рек, где на мохово-лишайниковом покрове губительно сказываются паводки, но и на суглинистых склонах и шлейфах сопок, веерах выноса с них рыхлых пород.

Характерной особенностью района исследования, расположенного в центре о-ва Врангеля, является и преобладание выходов палеозойских карбонатных пород, перемежающихся с выходами некарбонатных массивов (сланцев и

[2] Признаками северных гипоарктических тундр являются аномально широкое распространение для подзоны арктических тундр низких зарослей кустарниковых ив в депрессиях рельефа, тундровых болот, большая задернованность поверхности суглинистых террас и шлейфов.

песчаников), что отражается на флористическом составе сообществ, в том числе и кустарниковых. В нижних ярусах кустарниковых сообществ увеличивается доля кальцефильных и гемикальцефильных видов, многие из которых становятся доминантами сообществ (*Cardamine digitata, Dryas chamissonis, D. integrifolia, Salix rotundifolia*).

Основные местоположения сообществ *Salix lanata* subsp. *richardsonii* в районе верхнего течения р. Неизвестной — поймы и надпойменные террасы горных рек и ручьев, дренированные участки склонов (преимущественно юго-западных экспозиций) невысоких сопок, депрессии в краевых частях низких водоразделов и на шлейфах сопок, ложбины стока на склонах и шлейфах сопок. Нередко в сообществах *S. lanata* subsp. *richardsonii* в нижних ярусах произрастают и простратные ивы *S. pulchra* и *S. reptans*. Наиболее густые, но низкие (0.4—0.5 м выс.) заросли ив отмечаются в поймах, где сомкнутость крон достигает 80—90%. Наоборот, крайне разреженные (покрытие верхнего яруса 40—45%) сообщества ив встречаются по ложбинам стока и в краевых частях водоразделов в небольших депрессиях. По мелким водотокам на склонах, на надпойменных террасах и на склонах сопок чаще встречаются среднесомкнутые ивовые сообщества (покрытие верхнего яруса 60—70%), из-за низкорослости и разреженности крон они оказывают слабое влияние на нижние ярусы, состав которых тесно связан с экотопом. Низкая эдификаторная роль *S. lanata* subsp. *richardsonii* в сообществах о-ва Врангеля, за исключением пойм, определяет структурные особенности этих сообществ. Во многих сообществах с кустарниковыми ивами хорошо выражены микрорельеф и связанная с ним комплексность растительности: характерно чередование куртин ив, приуроченных к микропонижениям, и прогалин-полян, где в зависимости от местообитания наблюдаются фрагменты тех или иных тундровых сообществ. Под кроной кустарника сосредоточены в основном мезофильное разнотравье и злаки (*Arctagrostis arundinacea, Cardamine digitata, Equisetum arvense* subsp. *boreale, Poa arctica, Polemonium acutiflorum, Saxifraga nelsoniana, Valeriana capitata* и др.). Меняется под кроной ив и состав мхов. Здесь находят прибежище редкие на острове *Brachythecium erythrorrhizon, B. salebrosum, B. turgidum, Mnium ambiguum, M. blyttii, M. thomsonii.* Вне кроны ив большую роль играют тундровые мезофильные виды мхов, из которых наиболее часто встречаются *Ditrichum flexicaule, Distichium capillaceum*, реже — *Drepanocladus uncinatus, Hypnum bambergeri*, а также мезогигрофильный вид *Tomenthypnum nitens.* В ивняках сырых местообитаний основную роль уже играют гигрофильные (приручьевые и водноболотные) мхи: *Campylium stellatum, Bryum pseudotriquetrum, Drepanocladus brevifolius, D. revolvens, D. sendtneri, Orthothecium rufescens, O. strictum, Plagiomnium ellipticum* и др. (Афонина, Секретарева, 1994). В отличие от мхов лишайники очень слабо представлены в ивовых сообществах. Только в поймах изредка разрастаются *Cetraria delisei* и *Stereocaulon glareosum*, в других сообществах встречаются иногда *Cetraria cucullata, Dactylina arctica, Thamnolia vermicularis, Stereocaulon alpinum.*

Изредка в районе исследования по шлейфам сопок и в краевых частях высоких речных террас, в более заснеженных местообитаниях встречаются сообщества гемипростратной ивы *Salix glauca.* Однако по сравнению с соседним районом среднего течения р. Мамонтовой, где на карбонатных отложениях речных террас эти сообщества занимают большие площади, в районе верхнего течения р. Неизвестной роль *S. glauca* в растительном покрове незначительна. Встреченные нами немногие сообщества очень различаются по составу и структуре в зависимости от стадии сукцессии и подстилающих пород. Основными доминантами сообществ *S. glauca* в нижних ярусах являются *Arctagrostis arundinacea, Oxytropis wrangelii, Dryas punctata* (или *D. integrifolia*), в более зрелых сообществах — *Salix reptans* и *Carex lugens.* Мхи и лишайники не образуют сплошного покрова, преобладают мелкие напочвенные мхи. Из-за

Диагностические группы видов и константные виды в сообществах *Salix lanata* subsp. *richardsonii*

Виды	Ассоциации				
	1	2	3	4	5
Диагностические группы видов					
1. *Parrya nudicaulis* (L.) Regel	V^{+-1}	V^{+-1}	V^{+}	I	I
Lagotis glauca Gaertn. subsp. *minor* (Willd.) Hult.	IV^{r-+}	IV^{r-+}	IV^{r-+}	I	I
Dryas chamissonis Spreng. ex Juz.	III^{r-+}	III^{+-3}	III^{+-1}	—	—
2. *Arctagrostis arundinacea* (Trin.) Beal	III^{+}	V^{1-3}	I	—	—
Thalictrum alpinum L.	III^{+}	IV^{r-+}	I	—	—
Myosotis alpestris F. W. Schmidt subsp. *asiatica* Vesterg. ex Hult.	IV^{r-+}	III^{r}	—	—	—
Primula borealis Duby	IV^{+-r}	III^{r}	—	—	—
3. *Oxyria digyna* (L.) Hill	V^{r-1}	II^{r}	—	—	—
Ranunculus turneri Greene	IV^{r-+}	I	—	—	—
Artemisia tilesii Ledeb.	IV^{r-1}	—	—	—	
4. *Dryas integrifolia* M. Vahl	II^{+-1}	V^{1-3}	—	II^{r-1}	—
Salix rotundifolia Trautv.	II^{+-1}	V^{1-3}		II^{r-+}	
Parrya nudicaulis (L.) Regel subsp. *septentrionalis* Hult.	II^{+-1}	V^{+-1}	—	—	—
5. *Alopecurus alpinus* Smith subsp. *borealis* (Trin.) Jurtz.	—	IV^{r-1}	V^{+-1}	V^{r-1}	V^{r-2}
Carex lugens H. T. Holm	—	IV^{r-1}	V^{2-4}	III^{r-+}	III^{r-1}
Salix reptans Rupr.	—	IV^{r-2}	V^{r-+}	IV^{r-+}	III^{r-+}
6. *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb.	—	—	V^{1-2}	V^{+-2}	V^{2}
Salix pulchra Cham.	I	—	V^{r-2}	III^{r-2}	IV^{+-2}
Salix reticulata L.	I	I	IV^{+-2}	IV^{r-2}	I
Petasites frigidus (L.) Fries	I	—	II^{+-2}	II^{r-2}	V^{1-2}
7. *Carex stans* Drej.	—	—	III^{r-1}	V^{+-3}	—
Eriophorum polystachion L.	—	—	III^{+-1}	V^{2-4}	II^{r}
Pedicularis sudetica Willd. subsp. *albolabiata* Hult.	—	—	III^{r-+}	V^{r-2}	II^{r}
Carex saxatilis L. subsp. *laxa* (Trautv.) Kalela	—	—	—	IV^{+-2}	—
Dupontia psilosantha Rupr.	—	—	—	IV^{+-2}	—
Hierochloë pauciflora R. Br.	—	—	—	IV^{r-2}	—
Caltha arctica R. Br.	—	—	—	III^{r-+}	II^{+}
Константные виды цветковых					
Salix lanata L. subsp. *richardsonii* (Hook.) A. Skvorts.	V^{4-5}	V^{3-5}	V^{3-4}	V^{3-4}	V^{3-5}
Cardamine digitata Richards.	V^{+}	V^{+}	V^{+}	V^{r-+}	V^{+}
Polygonum viviparum L.	V^{+}	V^{+}	V^{+}	V^{r-+}	V^{r-+}
Saxifraga hirculus L.	V^{r-+}	V^{r-+}	V^{r-+}	IV^{+}	IV^{+}
Stellaria ciliatosepala Trautv.	V^{+}	V^{+}	V^{r-+}	IV^{r-+}	III^{r-+}
Saxifraga cernua L.	V^{+}	III^{r-+}	IV^{r-+}	V^{r-+}	V^{+}
S. hieracifolia Waldst. et Kit. subsp. *longifolia* (Engl. et Irmscher) Jurtz. et Petrovsky	V^{r-+}	V^{r-+}	II^{+}	III^{r-+}	III^{+}
Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult.	V^{r-1}	IV^{r-1}	III^{r-+}	II^{r-+}	IV^{r-+}
Valeriana capitata Pall. ex Link.	V^{+-1}	III^{r-+}	IV^{r-+}	II^{r-+}	IV^{r-+}
Rumex arcticus Trautv.	III^{+-1}	III^{r-+}	III^{+}	IV^{+-2}	V^{1-2}
Cardamine pratensis L.	IV^{+-r}	I	III^{r-+}	IV^{+}	V^{+-1}
Equisetum arvense L. subsp. *boreale* (Bong.) Tolm.	III^{r-+}	III^{+-1}	III^{r-+}	IV^{r-+}	IV^{+-1}
Poa arctica R. Br.	III^{r-+}	IV^{r-+}	III^{r-+}	II^{+}	III^{r-+}
Pedicularis capitata Adams	III^{r-+}	III^{r-+}	III^{r-+}	IV^{r}	I
P. langsdorffii Fisch. ex Stev.	II^{r}	II^{r-+}	IV^{r-+}	IV^{r-+}	II^{r-+}
Saxifraga nelsoniana D. Don	IV^{+}	I	III^{+}	I	V^{+}
Polygonum bistorta L. subsp. *ellipticum* (Willd. ex Spreng.) Petrovsky	III^{+-1}	I	V^{r-1}	—	III^{+}
Cerastium regelii Ostenf.	V^{r-+}	II^{r-+}	IV^{r-+}	III^{r}	II^{r}
Festuca brachyphylla Schult. et Schult. fil.	IV^{r-+}	III^{r-+}	$IIII^{r-+}$	I	—
Oxytropis wrangelii Jurtz.	III^{r-+}	IV^{r-1}	II^{r}	II^{r}	—
Astragalus alpinus L. subsp. *arcticus* Lindm.	III^{r-1}	IV^{r-1}	III^{r}	I	—
Deschampsia borealis (Trautv.) Roshev.	I	IV^{r-1}	IV^{r-+}	III^{r-+}	—
Juncus biglumis L.	I	III^{r-+}	III^{r}	IV^{r-+}	III^{r}

Виды	Ассоциации				
	1	2	3	4	5
Eutrema edwardsii R. Br.	I	IV^{r-+}	III^{r-+}	III^{r-+}	II^{+}
Astragalus umbellatus Bunge	I	II^{r-+}	IV^{r-+}	II^{r-+}	—
Luzula nivalis (Laest.) Spreng.	—	II^{r-+}	IV^{r-+}	II^{r-+}	I
Gastrolychnis apetala (L.) Tolm. et Kozhanczikov	—	III^{r-+}	II^{r}	II^{r-+}	I
Salix polaris Wahlenb.	II^{r}	—	IV^{r-+}	I	II^{r-+}
Dryas punctata Juz.	—	—	III^{+-1}	—	II^{r}
Константные виды мхов					
Drepanocladus uncinatus (Hedw.) Warnst.	II^{+}	II^{+}	IV^{1}	I	I
Hypnum bambergeri Schimp.	I	III^{+}	V^{1}	III^{+-1}	—
Tomenthypnum nitens (Hedw.) Loeske	I	II^{+-1}	V^{2}	IV^{1-2}	—
Orthothecium rufescens (Brid.) Schimp.	III^{+}	II^{+-1}	IV^{1}	IV^{1}	—
Scorpidium turgescens (T. Jens.) Loeske	—	II^{+}	IV^{+}	III^{+}	I
Drepanocladus revolvens (Sw.) Warnst.	I	—	II^{+}	V^{+-2}	IV^{2}
Calliergon giganteum (Schimp.) Kindb.	—	—	I	IV^{+-2}	III^{2}
C. sarmentosum (Wahlenb.) Kindb.	I	—	I	III^{+-1}	IV^{1}
Philonotis fontana (Hedw.) Brid.	—	—	II^{+}	III^{1}	IV^{+-1}
Cinclidium arcticum Bruch et Schimp.	—	I	—	V^{1-2}	—
Distichium capillaceum (Hedw.) Bruch et Schimp.	V^{+}	V^{+-1}	IV^{1}	IV^{+}	IV^{+}
Ditrichum flexicaule (Schwaegr.) Hampe	V^{+}	IV^{+-1}	V^{1}	IV^{+}	I
Bryum pseudotriquetrum (Hedw.) Gaertn. et al.	V^{+}	IV^{+-1}	V^{1}	V^{1}	V^{1}
Plagiomnium ellipticum (Brid.) T. Kop.	IV^{+}	IV^{+-1}	IV^{1}	IV^{1}	IV^{1}
Campylium stellatum (Hedw.) C. Jens.	III^{+}	IV^{+-1}	IV^{1}	V^{1-2}	—
C. polygamum (B. S. G.) C. Jens.	I	I	I	I	V^{2}
Myurella julacea (Schwaegr.) Schimp.	III^{+}	IV^{+}	IV^{+}	III^{+}	IV^{+}
Orthothecium strictum Lor.	II^{+}	III^{+}	I	III^{+}	III^{+}
Drepanocladus sendtneri (Schimp. ex C. Muell.) Warnst.	II^{+}	V^{+-1}	III^{+-1}	III^{+-1}	I
D. brevifolius (Lindb.) Warnst.	I	III^{+-1}	III^{+-1}	III^{1}	—
Hypnum lindbergii Mitt.	II^{+}	I	II^{+-1}	III^{1}	II^{+}
Pholia cruda (Hedw.) Lindb.	IV^{+}	II^{+}	II^{+}	II^{+}	I
Brachythecium sp.	III^{+}	II^{+}	III^{+}	II^{+}	II^{+}
Mnium blyttii Bruch et Schimp.	III^{+}	II^{+}	II^{+}	II^{+}	—
Tortula ruralis (Hedw.) Gaertn. et al.	III^{+}	I	II^{+}	II^{+}	I
Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid.	II^{+}	III^{+}	I	II^{+}	—
Encalyptha alpina Sw.	I	III^{+}	II^{+}	II^{+}	—
Cyrtomnium hymenophyllum (Bruch et Schimp.) Holmen	II^{+}	I	III^{+}	II^{+}	I
Timmia austriaca Hedw.	I	III^{+}	III^{+}	I	I
Polytrichastrum alpinum (Hedw.) G. L. Sm.	II^{+}	I	II^{+}	I	I
Philonotis tomentella Mol.	II^{+}	I	II^{+}	I	—
Bryoerythrophyllum recurvirostre (Hedw.) Chen	II^{+}	I	II^{+}	II^{+}	—
Aulacomnium turgidum (Wahlenb.) Schwaegr.	—	—	III^{+}	—	—
Hylocomium splendens (Hedw.) Schimp. var. *obtusifolium* (Geh.) Par.	—	—	III^{+}	I	—

Примечание. Ассоциации: 1 — Parryo nudicaulis—Salicetum lanatae, 2 — Dryado integrifoliae—Salicetum lanatae, 3 — Carici lugentis—Salicetum lanatae, 4 — Carici stantis—Salicetum lanatae, 5 — Petasito frigidi—Salicetum lanatae. Римские цифры — константность видов в ассоциациях; арабские цифры, «+», «r» — обилие и покрытие видов по шкале Браун-Бланке.

незначительного количества материала по сообществам *Salix glauca* мы не рассматриваем их более подробно и не учитываем при классификации.

По флористическому составу и структуре сообщества *S. lanata* subsp. *richardsonii*, имеющие широкое распространение в районе верхнего течения р. Неизвестной, существенно различаются, что во многом обусловлено эдафическими факторами. На основе 50 геоботанических описаний нами была проведена эколого-флористическая классификация сообществ. Ассоциации выделялись по методу многосторонней дифференциации A. Jurko (1973), апробированному нами ранее на материале из восточной Чукотки (Секретарева, 1989). Основой для выделения ассоциаций является присутствие или отсутствие тех или иных крупных диагностических групп видов (флористический

критерий), однако нами учитывались и обилие видов, и их доминирование в сообществах. Всего нами выделено 5 ассоциаций, 2 из которых являются географическим и экологическим вариантами ассоциаций, описанных нами ранее, и которые представлены у нас своими субассоциациями.

1. **Parryo nudicaulis—Salicetum lanatae ass. nov.**
2. **Dryado integrifoliae—Salicetum lanatae ass. nov.**
3. **Carici lugentis—Salicetum lanatae ass. nov.**
4. **Carici stantis—Salicetum lanatae ass. Sekr. 1992. Caricetosum saxatilis subass. nov.**
5. **Petasito frigidi—Salicetum lanatae ass. Sekr. 1992. Alopecuretosum alpinae subass. nov.**

Приведенные в таблице диагностические группы видов индицируют главным образом различные гидротермические условия почв (исключение составляет группа *Dryas integrifolia*). Первые 4 диагностические группы видов в таблице индицируют достаточно дренированные умеренно увлажненные почвы; при этом наличие групп *Arctagrostis arundinacea* и *Oxyria digyna* указывает на слабо задернованные почвы, особенно характерные для луговых сообществ, а наличие группы *Dryas integrifolia* — на карбонатность почв, тогда как группа *Parrya nudicaulis* имеет более широкую экологическую амплитуду. Диагностическая группа *Alopecurus alpinus* является в свою очередь связующим звеном между предыдущими и последующими группами. Виды, входящие в нее, имеют широкое распространение в арктических тундрах о-ва Врангеля, однако среди кустарниковых сообществ они наиболее характерны для Carici lugentis—Salicetum lanatae, представляющей собой комплексные сообщества, где фрагменты водораздельных тундр перемежаются с куртинами ив. Последние 2 диагностические группы видов, наоборот, индицируют слабо дренированные, избыточно (постоянно или временно) увлажненные почвы. При этом наличие группы *Carex stans* указывает на сильно обводненные, слабо проточные местообитания, часто с застойностью влаги, а наличие группы *Arctagrostis latifolia* — на сырые, но достаточно дренированные местообитания.

Более подробный анализ и характеристика 5 ассоциаций сообществ *Salix lanata* subsp. *richardsonii* района верхнего течения р. Неизвестной будут нами даны в последующих публикациях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. Т. 1—10. Л., 1961—1987.

Афонина О. М., Секретарева Н. А. Мхи ивовых кустарниковых и тундровых сообществ верхнего течения реки Неизвестной (остров Врангеля) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 7. С. 43—52.

Петровский В. В. Очерк растительных сообществ центральной части острова Врангеля // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 3. С. 332—343.

Петровский В. В. Очерк растительности острова Врангеля // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 6. С. 742—751.

Полозова Т. Г. Жизненные формы кустарниковых видов *Salix* (*Salicaceae*) на острове Врангеля // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 12. С. 1700—1712.

Пуляев А. И., Петровский В. В. Растительные сообщества среднего течения р. Мамонтовой (о. Врангеля) // Растительный и животный мир заповедных островов. М., 1989. С. 83—102.

Секретарева Н. А. Выделение ассоциаций кустарниковых ив по флористическим критериям (восток Чукотского полуострова) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 4. С. 498—508.

Секретарева Н. А. Характеристика ассоциаций кустарниковых ив сырых и влажных местообитаний (восток Чукотского полуострова) // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 9. С. 51—64.

Чернов Ю. И., Матвеева Н. В. Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979. С. 166—200.

Юрцев Б. А. Роль исторического фактора в освоении растениями экстремальных условий подзоны арктических тундр (на примере острова Врангеля) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 11. С. 1649—1661.

Юрцев Б. А., Полозова Т. Г., Секретарева Н. А. Дополнения и уточнения к списку сосудистых растений острова Врангеля // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94. Сообщ. 1. Вып. 3. С. 79—88. Сообщ. 2. Вып. 4. С. 116—126.

Jurko A. Multilaterale differenziation als Gliederungsprinzip der Pflanzengesellschaften // Preslia (Praha). 1973. N 45. S. 41—69.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 29 VI 1994

SUMMARY

Shrub willow communities that are mostly common for central and western parts of Wrangel island where the climate in inter mountain valleys is the most favourable for tall shrubs are described. The more detailed description is given for *Salix lanata* subsp. *richardsonii* stands in the basin of upper reaches of the Neizvestnaya river where they are widely distributed not only in river valleys but in the depressions between watersheds and on the slopes of low mountains. According to the ecological-floristic classification, five associations have been recognized based upon 50 relevees. Two of these associations are geographical and ecological variants of syntaxa which were described earlier in Chukotka.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.52/.59

А. Л. Тахтаджян

НОВЫЕ СЕМЕЙСТВА ОДНОДОЛЬНЫХ

A. L. TAKHTAJAN. NEW FAMILIES OF THE MONOCOTYLEDONS

Установлено 5 новых семейств однодольных растений.

В процессе работы над новым вариантом моей системы цветковых растений я устанавливаю несколько новых семейств, в том числе в классе *Liliopsida*. Подробное обоснование этих семейств будет дано в подготовленной для печати книге, здесь же я ограничусь их номенклатурной валидизацией. Семейства эти следующие.

1. Tofieldiaceae Takhtajan, fam. et stat. nov. (*Liliaceae* tribus *Tofieldieae* Kunth, 1843, Enum. Pl. 4 : 164).

Typus: *Tofieldia* Huds.

R. Dahlgren с соавт. (1985) включают трибу *Tofieldieae* в семейство *Melanthiaceae* s. l., но от собственно мелантиевых тофильдиевые хорошо отличаются интрорзными пыльниками, пыльцевыми зернами без оперкул, обычно более или менее свободными плодолистиками (у *Herperocallis* свободными почти до основания), основным числом хромосом, равным 15 (у *Melanthiaceae* s. str. $x=8$), а также химическими признаками, в том числе отсутствием алкалоидов и рафид и наличием сапонинов. В семействе 5 родов — *Tofieldia*, *Pleea*, *Triantha, Isidrogalvia, Herperocallis*.

2. Burchardiaceae Takhtajan, fam. et stat. nov. Descriptione latina generis *Burchardia* (R. Brown, 1810, Prodr.: 272).

Typus: *Burchardia* R. Br.

Burchardiaceae наиболее близки к *Uvulariaceae* (порядок *Colchicales*), от которых хорошо отличаются зонтиковидными соцветиями, окруженными оберткой из брактей (у одного из видов *Burchardia* соцветие редуцировано до 1 цветка), дорзификсными пыльниками, септицидными коробочками, основным числом хромосом, равным 24 (у *Uvulariaceae* $x=7$), и отсутствием алкалоидов. В семействе 1 род — *Burchardia*, эндемичный для Австралии.

3. Scoliopaceae, Takhtajan, fam. et stat. nov. Descriptione latina generis *Scoliopus* (Torrey, 1856, Pacif. Rail. Rep. IV: 145).

Typus: *Scoliopus* Torr.

Род *Scoliopus* хорошо отличается от родственного семейства *Uvulariaceae* многими важными признаками, включая своеобразную вегетативную морфологию, строение соцветия, редуцированный андроцей, одногнездную завязь с париетальной плацентацией, уникальный тип раскрывания коробочек и семена, снабженные строфиолой.

4. Walleriaceae Huber ex Takhtajan, fam. et stat. nov. (*Tecophilaeaceae* subfam. *Wallerioideae* R. Dahlgren, 1988, Modern. Syst. Studies African Bot.: 76).

Typus: *Walleria* J. Kirk.

Обычно включается в *Tecophilaeaceae*, но отличается от них верхней завязью, кампилотропными семязачатками, подземными клубнями (у *Tecophilaeaceae* подземные органы — туникатные кормусы с волокнистым сетчатым покровом), морфологией листьев и морфологией пыльцы. В семейство входит 1 род — *Walleria*, распространенный в тропической и Южной Африке.

5. Baxteriaceae Takhtajan, fam. et stat. nov. Descriptione latina generis *Baxteria* (R. Brown ex Hooker, 1843, Hooker's I Bot. Kew Gard. Misc. 2 : 482, 484) fundata est.

Typus: *Baxteria* R. Br. ex Hook.

Хорошо отличается от *Lomandraceae* и близких семейств септифрагальными коробочками, очень крупными (до 7—8 см длиной) одиночными цветками и особенно уникальным типом мультиапертурных пыльцевых зерен. В семейство входит 1 род — *Baxteria*, эндемичный для Австралии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Dahlgren R. M. T., Clifford H. T., Yeo P. F. The families of the Monocotyledons: Structure, evolution, and taxonomy. N. Y., 1985. 520 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 14 IX 1994

УДК 582.542.2

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 12

М. С. Новоселова

СИСТЕМА РОДА *ERIOPHORUM* (*CYPERACEAE*). II. ПОДРОД *ERIOPHORUM*

M. S. NOVOSELOVA. THE SYSTEM OF THE GENUS *ERIOPHORUM* (*CYPERACEAE*). II. SUBGENUS *ERIOPHORUM*

Дана вторая часть новой системы рода *Eriophorum* в полном объеме, включающая в себя 1 подрод, 2 секции, 4 подсекции, 11 видов и 8 подвидов. Сделаны 3 новые комбинации в ранге подсекции; установлено гибридное происхождение 1 разновидности. Приведены новые данные о типификации и географическом распространении. Представлены конспект видов подрода *Eriophorum* и список известных гибридов. Обсуждается систематическое положение 2 видов — *Scirpus criniger* и *Maximowicziella japonica*, иногда включаемых в состав рода.

В первой части работы (Новоселова, 1994) были рассмотрены подроды *Erioscirpus*, *Eriophoropsis* и *Phyllanthela* рода *Eriophorum*. Настоящая статья посвящена типовому подроду.

Подрод 4. *Eriophorum*; Егор. 1976, Фл. европ. ч. СССР, 2 : 101. — Sect. *Eriocoma* Dumortier, 1827, Fl. Belgica: 144. — *Eriophorum* †† *Vaginata* Anderss. 1849, Cyper. Scand.: 13; Fern. 1905, Rhodora, 7, 77 : 81. — *Eriophorum* b. *Monostachya* Lange, 1856—1859, Haandb. Dan. Fl.: 43, p. p.; Rouy, 1912, Fl. Fr. 13 : 353. — *Eriophorum* sect. *Vaginata* (Anderss.) Juz. 1935, Фл. СССР, 3 : 33. — *Eriophorum* subgen. *Eriophorum* sect. *Vaginata* (Anderss.) Raymond, 1954, Sv. Bot. Tidskr. 48, 1 : 76. — *Scirpus* sect. *Vaginati* subsect. *Vaginati* (Anderss.) T. Koyama, 1958, Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo (Bot.), 7, 6 : 296. —

Eriophorum subgen. *Eriophorum* sect. *Eriophorum* (L.) Oteng-Yeboah, 1974, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 33, 2 : 312.

Соцветие состоит из 1 верхушечного колоска. Нижний кроющий лист 1, чешуевидный. Стерильные чешуи при основании колосков в числе (1)3—15(20). Кроющие чешуи по краям гладкие, с 1 средней жилкой, не доходящей до верхушки чешуи. Пуховки густые. Тычинок 3, с очень коротким надсвязником. Верхний или оба стеблевых листа редуцированы до влагалища, иногда несущего на верхушке очень короткую щетиновидную пластинку; стебли с расставленными узлами.

Тип: лектотип рода (*E. vaginatum* L.).

Секция 3. *Paucivacua* Norman, 1893, Forh. Vidensk.-Selsk. Christ. 16 : 45; Егор. 1976, Фл. европ. ч. СССР, 2 : 103. — *Eriophorum* § *Vaginata* Anderss. subsect. *Paucivacua* (Norman) Fern. 1925, Rhodora, 27, 324 : 206; Юз. 1935, Фл. СССР, 3 : 35; Raymond, 1954, Sv. Bot. Tidskr. 48, 1 : 76. — *Scirpus* sect. *Vaginati* (Anderss.) T. Koyama, 1958, Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo (Bot.), 7, 6 : 296.

Стерильные чешуи при основании колоска в числе 1—7. Верхний лист расположен в нижней части стебля. Корневище ползучее.

Лектотип (Егорова, 1976): *E. russeolum* Fries.

Подсекция 1. Fernaldiana (Raymond) Novosselova comb. nov. — *Eriophorum* subgen. *Eriophorum* sect. *Vaginata* (Anderss.) Raymond subsect. *Paucivacua* (Norman) Fern. ser. *Fernaldiana* Raymond, 1954, Sv. Bot. Tidskr. 48, 1 : 76.'

Пыльники короткие, 0.5—1(1.3) мм дл. Плоды узкие, 0.5—0.7 мм шир., гладкие.

Лектотип (Новоселова, h. l.): *E. scheuchzeri* Hoppe.

13. *E. scheuchzeri* Hoppe, 1800, Bot. Taschenb.: 104; ? C. B. Clarke, 1893, in Hook. f. Fl. Brit. Ind. 6 : 664; Fern. 1905, Rhodora, 7, 77 : 82; Ohwi, 1944, Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ. ser. B, 18, 1 : 91; Hult. 1962, Kungl. Sv. Vet.-Acad. Handl. ser. 4, 8, 5 : 26, p. p. (Circump. Pl. 1); Толм. 1966, Аркт. фл. СССР, 3 : 20, p. p.; Егор. 1976, Фл. европ. ч. СССР, 2 : 103; Y. T. Lee, 1976, Fl. Cor. 7 : 274; Jermy, 1980, Fl. Europ. 5 : 281; А. Е. Кожевников, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3 : 195, p. p.; Тимохина и Бондарева, 1990, Фл. Сиб. 3 : 15, p. p.; Новоселова, 1994, Бот. журн. 79, 4 : 111. — П. Шейхцера.

Описан из Австрии («...am Tuscher Tauern»).

13a. *E. scheuchzeri* subsp. *scheuchzeri*. — *E. scheuchzeri* Hoppe, 1800, Bot. Taschenb.: 104; ? C. B. Clarke, 1893, in Hook. f. Fl. Brit. Ind. 6 : 664; Fern. 1905, Rhodora, 7, 77 : 82, p. p.; Ohwi, 1944, Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ. ser. B, 18, 1 : 91; Hult. 1962, Kungl. Sv. Vet.-Acad. Handl. ser. 4, 8, 5 : 26, p. p. (Circump. Pl. 1); Толм. 1966, Аркт. фл. СССР, 3 : 20, p. p.; Егор. 1976, Фл. европ. ч. СССР, 2 : 103, p. p.; Y. T. Lee, 1976, Fl. Cor. 7 : 274; Jermy, 1980, Fl. Europ. 5 : 281, p. p.; А. Е. Кожевников, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3 : 195, p. p.; Тимохина и Бондарева, 1990, Фл. Сиб. 3 : 15, p. p.; Новоселова, 1994, Бот. журн. 79, 4 : 111. — *E. scheuchzeri* var. *tenuifolium* Ohwi, 1944, l. c.: 91. — П. Шейхцера.

Сев. (Исландия, Норвегия (кроме южн. районов), Швеция (кроме южн. районов), Финляндия (сев.)), Центр (Франция, Германия, Чехия, Словакия, Швейцария, Австрия), Южн. (Испания (Пиренеи), Италия (сев.)), Юго-Вост. (Словения, Хорватия, Босния, Черногория, Сербия, Македония, Румыния, Украина (Карпаты)) Европа; Россия (Аркт.; европ. ч.: Кар.-Мурм., Дв.-Печ. — сев.; Зап. Сибирь: Обск., Алт.; Вост. Сибирь: Енис. — сев., Лен.-Кол. — сев., Анг.-Саян. — очень редко, Даур. — очень редко; Дальн. Восток: Камч., Охот. — редко, Зее-Бур. — очень редко, Удск. — очень редко, Сах. — очень редко); Вост. (КНДР (сев.-вост.), Япония (о-в Хоккайдо)), Южн. (Индия (Кашмир)) Азия; Сев. Америка: США (Аляска), Канада (кроме южн. районов), Гренландия.

13b. *E. scheuchzeri* subsp. *arcticum* Novosselova, 1994, Бот. журн. 79, 4 : 111. — П. арктическая.

Описан из Восточной Сибири; тип: «Енисейская губерния, зимовка между мысами Вильда и Штеллинга, 23 VII 1915, № 37, И. Тржемеский» (LE!).

Сев. Европа: Норвегия (о-ва Шпицберген); Россия (Аркт.); Сев. Америка: США (север Аляски), Канада (аркт. районы), Гренландия.

14. *E. tolmatchevii* Novosselova, 1994, Бот. журн. 79, 4 : 113. — *E. chamissonis* auct. non C. A. Mey.: Юз. 1935, Фл. СССР, 3 : 36, p. p. — *E. scheuchzeri* auct. non Hoppe: Hult. 1962, Kungl. Sv. Vet.-Acad. Handl. ser. 4, 8, 5 : 26, p. p. (Circump. Pl. 1); Толм. 1966, Аркт. фл. СССР, 3 : 20, p. p.; А. Е. Кожевников, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3 : 195, p. p.; Тимохина и Бондарева, 1990, Фл. Сиб. 3 : 15, p. p. — *E. medium* auct. non Anderss.: Толм. 1966, цит. соч.: 18, p. p.; А. Е. Кожевников, 1988, цит. соч.: 197, p. p.; Тимохина и Бондарева, 1990, цит. соч.: 13, p. p. — П. Толмачева.

Описан из Восточной Сибири; тип: «Якутская АССР, Томпонский р-н, бассейн р. Томпо, р. Неча, в злаково-разнотравном ивняке по берегу реки, 15 VIII 1956, № 47/1, И. Д. Кильдюшевский» (LE!).

Сев. Азия: Россия (Аркт.: Аркт.-Сиб. — к востоку от р. Оленек, Чук., Анад.; Зап. Сибирь: Алт. — очень редко; Вост. Сибирь: Енис. — сев., Анг.-Саян., Лен.-Кол., Даур. — очень редко; Дальн. Восток: Камч., Охот., Уссур. — очень редко).

Эндемик Восточной Сибири и российского Дальнего Востока.

15. *E. altaicum* Meinsh. 1901, Тр. Петерб. бот. сада, 18, 3 : 267; Новоселова, 1994, Бот. журн. 79, 4 : 117. — *E. scheuchzeri* subsp. *altaicum* (Meinsh.) N. Bondareva, 1990, Фл. Сиб. 3 : 15. — *E. chamissonis β. humile* auct. non Turcz.: Kar. et Kir. 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15, 3 : 521. — П. алтайская.

Описан с Алтая; лектотип (Raymond, 1957b): «In summis alpibus Alatau ad fontes fl. Sarchan locis nivibus liquefactis inundatis, 1841, N 2053, Karelin et Kiriloff» (NY, изолектотипы — LE!).

Россия (Зап. Сибирь: Алт.; Вост. Сибирь: Анг.-Саян.), Казахстан (Дж.-Тарб.), Монголия (сев.).

Подсекция 2. Hultenia (Raymond) Novosselova comb. nov. — *Eriophorum* subgen. *Eriophorum* sect. *Vaginata* (Anderss.) Raymond subsect. *Paucivacua* (Norman) Fern. ser. *Hultenia* Raymond, 1954, Sv. Bot. Tidskr. 48, 1 : 77.

Пыльники длинные, (1)1.5—3(4) мм дл. Плоды довольно широкие, (0.9)1—1.1(1.3) мм шир., в верхней части обычно покрыты короткими шипиками.

Лектотип: *E. russeolum* Fries. — Novosselova (h. l.).

16. *E. russeolum* Fries, 1838, in C. Hartm. Handb. Scand. Fl. ed. 3 : 13; Raymond, 1954, Sv. Bot. Tidskr. 48, 1 : 77, p. p.; Толм. 1966, Аркт. фл. СССР, 3 : 15; Егор. 1976, Фл. европ. ч. СССР, 2 : 103; Jermy, 1980, Fl. Europ. 5 : 281; А. Е. Кожевников, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3 : 195, p. p.; Тимохина и Бондарева, 1990, Фл. Сиб. 3 : 14, p. p.; Новоселова, 1993, Бот. журн. 78, 8 : 85. — *E. chamissonis* auct. non C. A. Mey.: Fern. 1905, Rhodora, 7, 77 : 83, p. p.; Raymond, 1954, Sv. Bot. Tidskr. 48, 1 : 79, p. p. — *E. medium* auct. non Anderss.: Толм. 1966, цит. соч.: 18, p. p.; А. Е. Кожевников, 1988, цит. соч.: 197, p. p.; Тимохина и Бондарева, 1990, цит. соч.: 13, p. p. — П. рыжеватая.

Описан из Европы («Europa»).

16a. *E. russeolum* subsp. *russeolum*. — *E. russeolum* var. *majus* Somm. 1896, Fl. Ob. Infer.: 103. — *E. chamissonis* auct. non C. A. Mey.: Fern. 1905, Rhodora, 7, 77 : 83, p. p. — П. рыжеватая.

Сев. Европа: арктические и субарктические районы Норвегии, Швеции, Финляндии, России (Аркт.-Евр., Н.-Зем. — о-в Южный, Кар.-Мурм. — Кольский п-ов, Дв.-Печ. — сев. часть); Сев. Азия: Россия (Аркт.-Сиб. — к зап. от устья р. Оленек; Зап. Сибирь: Обск.; Вост. Сибирь: Енис., Лен.-Кол. — бассейн р. Хатанги); Сев. Америка: Канада (южн. побережье Гудзонова залива, п-ов Лабрадор, побережье залива Св. Лаврентия, п-ов Новая Шотландия, о-в Ньюфаундленд).

16b. *E. russeolum* subsp. *leiocarpum* Novosselova, 1993, Бот. журн. 78, 8 : 86. — *E. chamissonis* auct. non C. A. Mey.: Raymond, 1954, Sv. Bot. Tidskr. 48, 1 : 79, p. p., quoad pl. kamtch. et czuk. — *E. medium* auct. non Anderss.: Толм. 1966, Аркт. фл. СССР, 3 : 18, p. p.; А. Е. Кожевников, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3 : 197, p. p.; Тимохина и Бондарева, 1990, Фл. Сиб. 3 : 13, p. p. — П. гладкоплодная.

Описан с Чукотки; тип: «Восточная Чукотка (северное побережье, окр. пос. Нутепельмен, долина ручья, впадающего в губу Пынго-пильхин, галечник, 16 VIII 1969, А. А. Нечаева, Т. В. Плиева» (LE!).

Сев. Азия: Россия (Аркт.: Аркт.-Сиб. — к востоку от устья р. Оби; Чук., Анад.; Вост. Сибирь: Лен.-Кол. — низовья р. Колымы, бассейн р. Омолон); Сев. Америка: США (Аляска), Канада (аркт. и сев. районы, побережье Гудзонова залива, север п-ова Лабрадор).

17. *E. mandshuricum* Meinsh. 1901, Тр. Петерб. бот. сада, 18, 3 : 268; Новоселова, 1993, Бот. журн. 78, 8 : 87. — *E. russeolum* auct. non Fries: Ohwi, 1944, Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ. ser. B, 18, 1 : 92; Raymond, 1954, Sv. Bot. Tidskr. 48, 1 : 77, p. p.; Tang et Wang, 1961, Fl. Reip. Pop. Sin. 11 : 39; Y. T. Lee, 1976, Fl. Cor. 7 : 274; А. Е. Кожевников, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3 : 195; Тимохина и Бондарева, 1990, Фл. Сиб. 3 : 14, p. p. — *E. russeolum* var. *majus* auct. non Somm.: Raymond, 1954, l. c.: 78, p. p.; Tang et Wang, 1961, l. c.: 39. — П. маньчжурская.

Описан с юга российского Дальнего Востока; лектотип (Новоселова, 1993): «Mandschuria, д. Григорьевка, р. Чихезе (?), по зыбким болотам, 1—5 VI 1898, Paltschewski» (LE!).

17a. *E. mandshuricum* subsp. *mandshuricum*. — Новоселова, 1993, Бот. журн. 78, 8 : 87. — *E. russeolum* auct. non Fries: Ohwi, 1944, Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ. ser. B, 18, 1 : 92; Tang et Wang, 1961, Fl. Reip. Pop. Sin. 11 : 39; Y. T. Lee, 1976, Fl. Cor. 7 : 274; А. Е. Кожевников, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3 : 195, p. p., quoad pl. or. extr. austral.; Тимохина и Бондарева, 1990, Фл. Сиб. 3 : 14, p. p., quoad pl. sibir. orient. austral. — *E. russeolum* var. *majus* auct. non Somm.: Raymond, 1954, Sv. Bot. Tidskr. 48, 1 : 78, p. p., excl. pl. sibir. occid. et amer. orient.; Tang et Wang, 1961, l. c.: 39. — П. маньчжурская.

Сев. (Россия (Вост. Сибирь: Анг.-Саян. — к востоку от оз. Байкал, Лен.-Кол. — бассейн р. Олекмы и верховья р. Алдан, Даур.)), Вост. (Россия (Дальн. Восток: Зее-Бур., Удск., Сах., Уссур.), Монголия (сев.-вост.), Китай (Сев.-Вост. Китай), КНДР (сев.)) Азия; Сев. Америка: США (Алеутские о-ва, тихоокеанское побережье Аляски).

17b. *E. mandshuricum* subsp. *sibiricum* Novosselova, 1993, Бот. журн. 78, 8 : 87. — *E. russeolum* auct. non Fries: Raymond, 1954, Sv. Bot. Tidskr. 48, 1 : 77, p. p.; А. Е. Кожевников, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3 : 195, p. p.; Тимохина и Бондарева, 1990, Фл. Сиб. 3 : 14, p. p. — П. сибирская.

Описан из Восточной Сибири; тип: «Якутский округ, верхняя часть бассейна р. Тюгюня, урочище Эрен-кель, травяное болото по берегу озера, 5 VII 1912, № 593, Р. И. Аболин» (LE!).

Сев. Азия: Россия (Аркт.: Анад. — сев. побережье залива Шелихова, побережье Пенжинской губы; Вост. Сибирь: Лен.-Кол.; Дальн. Восток: Камч., Охот.).

Эндемик Восточной Сибири и российского Дальнего Востока.

18. *E. chamissonis* C. A. Mey. 1829, in Ledeb. Fl. Alt. 1 : 70, p. p.; id. 1831, Mém. Sav. Étr. Pétersb. 1 : 204, tab. 3; Fern. 1905, Rhodora, 7, 77 : 83, p. p.; Raymond, 1954, Sv. Bot. Tidskr. 48, 1 : 79, p. p.; Новоселова, 1993, Бот. журн. 78, 8 : 88. — П. Шамиссо.

Описан по материалам с Алтая и Алеутских о-вов; лектотип (Новоселова, 1993): «Legit Eschsch. in Unalaschka» (LE!).

Сев. Америка: США (Алеутские о-ва, тихоокеанское побережье Аляски, Скалистые горы, зап. часть района Великих озер), Канада (южн. районы, кроме вост. части п-ова Лабрадор).

19. *E. eximium* V. Vassil. 1940, Бот. матер. (Ленинград), 8, 7 : 107, рис. 3; А. Е. Кожевников, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3 : 195, in adnot ad *E. russeolum*; Новоселова, 1993, Бот. журн. 78, 8 : 89. — П. исключительная.

Описан с севера российского Дальнего Востока; тип: «Долина р. Магадан у бухты Нагаево, 5 IX 1930, Н. Боев» (LE!).

Вид известен только по типовому экземпляру. Близок к *E. russeolum* Fries (Новоселова, 1993).

Секция 4. *Eriophorum*; Егор. 1976, Фл. европ. ч. СССР, 2 : 103. — *Eriophorum* sect. *Multivacua* Norman, 1893, Forh. Vidensk.-Selsk. Christ. 16 : 45. — *Eriophorum* § *Vaginata* Anderss. subsect. *Multivacua* (Norman) Fern. 1925, Rhodora, 27, 324 : 206; Юз. 1935, Фл. СССР, 3 : 33; Raymond, 1954, Sv. Bot. Tidskr. 48, 1 : 76. — *Scirpus* sect. *Vaginati* (Anderss.) T. Koyama subsect. *Vaginati* ser. *Multivacua* (Norman) T. Koyama, 1958, Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo (Bot.), 7, 6 : 296.

Стерильные чешуи при основании колоска в числе 12—15(20). Верхний лист расположен в средней части стебля. Корневище короткоползучее (*E. humile*) или укороченное, неползучее; растения образуют кочки или плотные дерновины.

Тип: лектотип рода.

Подсекция 1. *Eriophorum*. — *Eriophorum* subgen. *Eriophorum* sect. *Vaginata* (Anderss.) T. Koyama subsect. *Multivacua* (Norman) Fern. ser. *Reflexa* Raymond, 1954, Sv. Bot. Tidskr. 48, 1 : 76.

Кроющие чешуи серые; стерильные чешуи обычно вниз отогнутые. Пыльники длинные, (1) 2—3 мм дл. Плоды 2—3 мм дл., 1—1.5 (1.7) мм шир.

Тип: лектотип рода.

20. *E. humile* Turcz. ex Steud. 1855, Syn. Pl. Glum. 2 : 128; Hult. 1962, Kungl. Sv. Vet.-Acad. Handl. ser. 4, 8, 5 : 172 (Circump. Pl. 1); Егор. 1976, Опред. раст. Средн. Азии, 5 : 22; А. Е. Кожевников, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3 : 198; Тимохина и Бондарева, 1990, Фл. Сиб. 3 : 13. — П. низкая.

Описан из Восточной Сибири; лектотип (Новоселова, h. l.): «In alpibus Urgudei et Schebel, 1830, Turcz.» (LE!).

Сев. (Россия (Зап. Сибирь: Алт.; Вост. Сибирь: Анг.-Саян., Даур., Лен.-Кол. — верхнее течение рек Витим и Олекмы; Дальн. Восток: Камч., Охот. — зап. побережье Охотского моря)), Вост. (Россия: Зее-Бур., Удск., Уссур.), Средн. (Казахстан (Дж.-Тарб.)), Центр. (Монголия (сев.)) Азия.

Примечание. В качестве лектотипа нами выбран экземпляр из locus classicus, помеченный Н. С. Турчаниновым как «*Eriophorum humile* mihi. In alpibus Urgudei et Schebel, 1830, Turcz.». *E. humile* очень близок к *E. vaginatum*, но хорошо отличается от этого вида по следующим признакам: растение 10—25 (30) см выс. (а не 15 (30)—60 (80) см выс.), корневище короткоползучее (а не укороченное, неползучее), стебли 1.5—2.5 мм в диам. (а не 0.8—1.3 (1.5) мм в диам.), листовые пластинки гладкие, 1.5—2 мм шир. (а не шероховатые, редко гладкие, 0.5—1 (1.5) мм шир.), влагалище верхнего стеблевого листа без поперечных жилок (а не с поперечными жилками), пыльники 1.5—2 мм дл. (а не 2—3 мм дл.), плоды 2—2.5 мм дл., 1—1.5 мм шир. (а не (2) 2.3—3 мм дл., (1) 1.1—1.5 (1.7) мм шир.).

21. *E. vaginatum* L. 1753, Sp. Pl.: 52; Fern. 1905, Rhodora, 7, 77 : 84; Ohwi, 1944, Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ. ser. B, 18, 1 : 90; Tang et Wang, 1961, Fl. Reip. Pop. Sin. 11 : 38; Hult. 1962, Kungl. Sv. Vet.-Acad. Handl. ser. 4, 8, 5 : 172 (Circump. Pl. 1); Толм. 1966, Аркт. фл. СССР, 3 : 26; Егор. 1976, Фл. европ. ч. СССР, 2 : 103; Y. T. Lee, 1976, Fl. Cor. 7 : 273; Jermy, 1980, Fl. Europ. 5 : 281; А. Е. Кожевников, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3 : 197; Тимохина и Бондарева, 1990, Фл. Сиб. 3 : 15. — *E. fauriei* E. G. Camus, 1909, in Lecomte, Notul. System. 1 : 249. — *E. spissum* Fern. 1925, Rhodora, 27, 324 :

208, excl. var. *erubescens*. — *E. callitrix* auct. non Cham. ex C. A. Mey.: Fern. 1905, l. c.: 85, excl. var. *erubescens*. — П. влагалищная.

Описан из Европы («Habitat in Europa»); тип: Herb. Linn. N 72.1 (LINN, photo — LE!).

21a. *E. vaginatum* subsp. *vaginatum*. — *E. vaginatum* L. 1753, Sp. Pl.: 52; Fern. 1905, Rhodora, 7, 77 : 84; Ohwi, 1944, Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ. ser. B, 18, 1 : 90; Tang et Wang, 1961, Fl. Reip. Pop. Sin. 11 : 38; Hult. 1962, Kungl. Sv. Vet.-Acad. Handl. ser. 4, 8, 5 : 172, excl. subsp. *spissum* (Circump. Pl. 1); Толм. 1966, Аркт. фл. СССР, 3 : 26; Егор. 1976, Фл. европ. ч. СССР, 2 : 103; Y. T. Lee, 1976, Fl. Cor. 7 : 273; Jermy, 1980, Fl. Europ. 5 : 281; А. Е. Кожевников, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3 : 197; Тимохина и Бондарева, 1990, Фл. Сиб. 3 : 15. — *E. faurili* E. G. Camus, 1909, in Lecomte, Notul. System. 1 : 249. — П. влагалищная.

Атл. (Ирландия, Великобритания, Испания (сев.-вост.)), Сев. (Норвегия, Швеция, Финляндия, аркт. Россия), Центр. (Дания, Франция (сев.), Бельгия, Люксембург, Нидерланды, Германия, Польша, Чехия, Словакия, Швейцария, Австрия, Венгрия, Румыния (сев.)), Южн. (Италия (сев. горные области)), Юго-Вост. (Словения, Хорватия, Босния, Черногория, Сербия, Македония, Болгария (горные области)), Вост. (Эстония, Латвия, Литва, Белоруссия, Украина (кроме южн. районов), европ. ч. России (все районы, кроме Ниж.-Дон., Ниж.-Волж.)) Европа; Кавказ: Предкавк. (Даг.), Закавк.: Грузия (Бакуриани); Сев. (Зап. Сибирь: Обск., Ирт.; Вост. Сибирь), Вост. (Дальн. Восток России, Китай (сев.-вост.), КНДР (сев.-вост.), Япония (о-в Хоккайдо, о-в Хонсю — сев.)) Азия; Сев. Америка: США (Аляска, кроме южн. побережья), Канада (аркт. и сев. районы к западу от Гудзонова залива).

21b. *E. vaginatum* subsp. *spissum* (Fern.) Hult. 1942, Lunds Univ. Årsskr. N. F. Avd. 2, 38, 1 : 286 (Fl. Al. 2); id. 1962, Kungl. Sv. Vet.-Acad. Handl. ser. 4, 8, 5 : 172 (Circump. Pl. 1). — *E. spissum* Fern. 1925, Rhodora, 27, 324 : 208, excl. var. *erubescens*. — *E. callitrix* auct. non Cham. ex C. A. Mey.: Fern. 1905, Rhodora, 7, 77 : 85, excl. var. *erubescens*. — П. густая.

Описан из Восточной Канады (о-в Ньюфаундленд); тип «Newfoundland, Sandy (or Poverty) Cove, swales on limestone barrens, 25 VII 1925, N 27557, M. L. Fernald, B. Long, F. A. Gilbert, Jr.» (GH!).

Сев. Америка: США (Аляска, район Великих озер, сев.-вост. побережье), Канада (аркт. и сев. районы), Гренландия.

Примечание. От типового подвида отличается обычно шероховатыми стеблями (а не гладкими), слабо вздутым в верхней части, иногда серым по краю влагалищем верхнего стеблевого листа (а не сильно вздутым в верхней части, по краю иногда черноватым), округло-яйцевидными или округлыми, 0.8—1.5 см в диам., колосками во время цветения (а не продолговато-эллиптическими, реже продолговато-яйцевидными или яйцевидными, 1—2.5 (3) см дл.), яйцевидными, с длинной оттянутой верхушкой, матовыми, серыми или темно-серыми, обычно с широкими белоперепончатыми краями кроющими чешуями (а не продолговато-яйцевидными или широколанцетными, с длинной оттянутой верхушкой, блестящими, от светло-серых, иногда почти бесцветных до темно-серых, почти черных, с менее интенсивно окрашенными краями и верхушкой), пыльниками (0.8) 1—2 (2.5) мм дл. (а не 2—3 мм дл.), обратнояйцевидными плодами (а не широко-обратнояйцевидными, иногда почти эллиптическими).

Описанная M. Fernald (1925) *E. spissum* var. *erubescens* является гибридом *E. vaginatum* subsp. *spissum* (Fern.) Hult. × *E. russeolum* Fries (см. далее).

Подсекция 2. Appressa (Raymond) Novosselova comb. nov. — *Eriophorum* subgen. *Eriophorum* sect. *Vaginati* (Anderss.) T. Koyama subgen. *Multivacua* (Norman) Fern. ser. *Appressa* Raymond, 1954, Sv. Bot. Tidskr. 48, 1 : 76.

Кроющие чешуи черные; стерильные чешуи прижатые к оси колоска. Пыльники короткие, (0.5) 0.7—1.2 (1.5) мм дл. Плоды (1.7) 1.9—2.2 (2.5) мм дл., 0.8—1 мм шир.

Лектотип (Новоселова, h. l.): *E. brachyantherum* Trautv. et C. A. Mey.

22. *E. callitrix* Cham. ex C. A. Mey. 1831, Mém. Sav. Étr. Pétersb. 1 : 203, tab. 2; Fern. 1925, Rhodora, 27, 324 : 208; Britt. a. Br. 1913, Ill. Fl. North. U. S. 1 : 324; Hult. 1962, Kungl. Sv. Vet.-Acad. Handl. ser. 4, 8, 5 : 12 (Circump. Pl. 1); Толм. 1966, Аркт. фл. СССР, 3 : 22; А. Е. Кожевников, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3 : 199; Тимохина и Бондарева, 1990, Фл. Сиб. 3 : 12. — П. красивощетинковая.

Описан с о-ва Св. Лаврентия в Беринговом проливе; лектотип: «Sinus St. Laurenti, insula St. Laurenti, 1816, Chamisso» (LE!). — Novosselova (h. l.).

Сев. Азия: Россия (Аркт.: Аркт.-Сиб. — южн. берег Байдарацкой губы к западу от п-ова Ямал и к востоку от Обской губы до дельты р. Лены, Чук., Анад.; Вост. Сибирь: Енис. — сев., Лен.-Кол. — сев.-вост., верховья р. Алдан; Дальн. Восток: Камч., кроме юга, Охот. — сев., Уссур.); Сев. Америка: США (Аляска, кроме южн. побережья), Канада (аркт. и сев. районы).

23. *E. brachyantherum* Trautv. et C. A. Mey. 1856, in Middendorff, Reise Nord.-Ost. Sibir. 1, 23 : 98 (Fl. Ochot.); Ohwi, 1944, Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ. ser. B, 18, 1 : 91; Hult. 1962, Kungl. Sv. Vet.-Acad. Handl. ser. 4, 8, 5 : 34 (Circump. Pl. 1); Толм. 1966, Аркт. фл. СССР, 3 : 24; Егор. 1976, Фл. европ. ч. СССР, 2 : 104; Y. T. Lee, 1976, Fl. Cor. 7 : 274; Cronquist, 1977, Univ. Wash. Publ. Biol. 17, 1 : 361; Jermy, 1980, Fl. Europ. 5 : 281; A. E. Кожевников, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3 : 199; Тимохина и Бондарева, 1990, Фл. Сиб. 3 : 12. — *E. vaginatum* var. *opacum* Björnstr. 1856, Grund. Piteå Lapp. Växtfys.: 35. — *E. opacum* (Björnstr.) Fern. 1905, Rhodora, 7, 77 : 85; Britt. a. Br. 1913, Ill. Fl. North. U. S. 1 : 324. — П. короткопыльниковая.

Описан с российского Дальнего Востока; лектотип (Т. В. Егорова, in herb.; Новоселова, h. l.): «Удской, 6 VI 1884, № 84» (LE!).

Сев. Европа: Норвегия (сев.), Швеция (сев.), Финляндия (сев.), Россия (Аркт.-Евр., Дв.-Печ. — очень редко); Сев. (Россия (Зап. Сибирь: Обск. — сев., очень редко, Алт.; Вост. Сибирь; Дальн. Восток)), Центр. (Монголия (сев.)), Вост. (КНДР (сев.-вост.)) Азия; Сев. Америка: США (Аляска), Канада (центр. районы).

Гибриды видов рода *Eriophorum*

Виды *Eriophorum* довольно часто гибридизируют между собой, о чем неоднократно писал M. Raymond (1951, 1957). Растения, образующиеся в результате таких скрещиваний, как правило, фертильны. Далее приведен список гибридов пушиц.

1. *E.* × *medium* Anderss. (= *E. russeolum* Fries × *E. scheuchzeri* Hoppe), 1857, Bot. Not.: 62 (pro sp.); Толм. 1966, Аркт. фл. СССР, 3 : 18, p. p.; Егор. 1976, Фл. европ. ч. СССР, 2 : 103; Jermy, 1980, Fl. Europ. 5 : 281; Новоселова, 1993, Бот. журн. 78, 8 : 88. — *E. chamissonis* auct. non C. A. Mey.: Юз. 1935, Фл. СССР, 3 : 36, p. p. — П. × средняя.

Описан из Швеции; тип: «Lul. Lpm. prope Quickjock, 1857, N. J. Andersson» (S!).

Сев. Европа: арктические и субарктические районы Норвегии, Швеции и Финляндии, Россия (Аркт.-Евр., Кар.-Мурм. — Кольский п-ов, Дв.-Печ. — сев.); Сев. Азия: Россия (Аркт.-Сиб. — к западу от устья р. Оленек; Зап. Сибирь: Обск.; Вост. Сибирь: Енис., Лен.-Кол. — бассейн р. Хатанги).

Примечание. Гибрид изредка встречается в районах совместного произрастания родительских видов (Новоселова, 1993).

2. *E.* × *polystachio-vaginatum* Beauverd, 1937, Bull. Soc. Bot. Genéve, sér. 2, 27 : 90.

Описан из Швейцарии; тип: «Alpes du Dauphiné, vallée de la Guisane, vallée du Petit-Tabuc, sous le col d'Arsine, ca. 2200, inter parentes et en société de Pyrola rotundifolia, 30 VII 1934, Beauverd» (G).

Примечание. Мы не располагаем данными о распространении этого гибрида.

3. *E.* × *sorenseni* Raymond (= *E. scheuchzeri* Hoppe × *E. triste* (Th. Fries) Hadač et A. Löve), 1950, Nat. Can. 77, 1-2 : 69. — *E. polystachion* var. *tristis* Th. Fries × *E. scheuchzeri* Hoppe, Sørensen, 1933, Meddel. Grønl. 101, 3 : 130, pl. 16.

Описан из Гренландии; тип: «Greenland, Traill Island, Maanedalen, 24 VI 1932, Th. Sørensen» (C).

Сев. Европа: Норвегия (о-ва Шпицберген); Сев. Америка: Гренландия.

Примечание. Распространение указано по T. Sørensen (1933) и M. Raymond (1950).

4. *E.* × *rousseauianum* Raymond (= *E. polystachion* L. × *E. scheuchzeri* Hoppe), 1950, Nat. Can. 77, 1-2 : 67.

Описан из Канады (Квебек); тип: «Province de Québec, territoire d'Ungava, poste de Povognituk, rive est de la baie d'Hudson, dépression un peu humide dans la prairie entourant le poste, 15 VII 1948, N 107, J. Rousseau» (MT).

Сев. Америка: США (зап. побережье Аляски), Канада (южн. часть п-ова Лабрадор).

Примечание. Распространение приводится по M. Raymond (1950).

5. *E.* × *porsildii* Raymond (= *E. chamissonis* C. A. Mey. × *E. vaginatum* subsp. *spissum* (Fern.) Hult.), 1951, Sv. Bot. Tidskr. 45, 3 : 530.

Описан из Канады (Онтарио); тип: «Ontario, Mer Bleue, near Carlsbad Springs, peat bog, N 6430, Porsild» (CAN).

Примечание. Гибрид встречается на ограниченной территории в районе locus classicus (Raymond, 1951).

6. *E.* × *pylaieanum* Raymond (= *E. russeolum* Fries × *E. vaginatum* subsp. *spissum* (Fern.) Hult.), 1951, Sv. Bot. Tidskr. 45, 3 : 523. — *E. spissum* var. *erubescens* Fern. 1925, Rhodora, 27, 324 : 208. — *E. callitrix* auct. non Cham. ex C. A. Mey. var. *erubescens* Fern. 1905, Rhodora, 7, 77 : 85.

Описан с юго-востока Канады; тип: «Saint-Pierre and Miquelon, 1816, La Pylaie» (P).

Сев. Америка: Канада (южн. часть п-ова Лабрадор, о-в Ньюфаундленд).

Примечание. Распространение указано по M. Fernald (1905, 1925) и M. Raymond (1951).

7. *E.* × *beringianum* Raymond (= *E. chamissonis* C. A. Mey. × *E. polystachion* L.), 1957, Mém. Jard. Bot. Montréal, 49 : 184.

Описан с американского побережья Берингова пролива; тип: «Nome, N 33, Mrs Carrie Nevada Powers (née West)» (US).

Сев. Азия: Россия (Чук., Анад.); Сев. Америка: США (зап. побережье Аляски; Алеутские о-ва: о-в Унимак).

Примечание. Распространение приведено по M. Raymond (1957).

8. *E.* × *gracilifolium* Novosselova (= *E. gracile* Koch × *E. latifolium* Hoppe), 1994, Бот. журн. 79, 5 : 98.

Описан с северо-запада европейской части России; тип: «Петроградская губ., Лужский у., торфяное болотце на берегу речки около мельницы близ Луги, 9 VIII 1918, С. Ганешин» (LE!).

Примечание. Гибрид известен только по типовому экземпляру.

9. **E. × fellowsii (Fern.) Novosselova comb. nov.** — *E. viridicarinatum* var. *fellowsii* Fern. 1905, Rhodora, 7, 77 : 91 (= *E. virginicum* L. × *E. viridicarinatum* (Engelm.) Fern.).

Описан из США (штат Мэн); тип: «Maine, Peaks Island, Portland Harbor, 16 VI 1901, D. W. Fellows» (GH).

Сев. Америка: США (сев.-вост. побережье — штаты Мэн, Массачусетс).

Примечание. От *E. virginicum* гибрид отличается укороченным корневищем (а не ползучим), кроющими чешуями с 5—15 жилками, ланцетными, зеленовато-серыми (а не с 3—5 жилками, широкояйцевидными, ржаво-бурыми, иногда с центральной зеленой полосой) плодами обычно с несколькими тонкими щетинками на верхушке, (2.5) 3—3.2 мм дл. (а не гладкими, (2.9) 3—4 мм дл.). От *E. viridicarinatum* отличается цилиндрическими, под соцветием трехгранными (а не четырехгранными) стеблями, головчатым соцветием (а не зонтиковидным), нижним кроющим листом, по длине в несколько раз превышающим соцветие (а не почти равным соцветию или немного длиннее его), кремоватыми волосками пуховок (а не белыми). *E.* × *fellowsii* встречается только в местах совместного произрастания родительских видов (Fernald, 1905).

Далее приведены 2 вида, иногда включаемые в состав рода *Eriophorum.*

Scirpus criniger A. Gray, 1868, Proc. Amer. Acad. Arts Sci. 7 : 392; Munz, 1973, Calif. Fl.: 1416. — *Eriophorum crinigerum* (A. Gray) Beetle, 1942, Leafl. West. Bot. 3, 7 : 165; Raymond, 1954, Sv. Bot. Tidskr. 48, 1 : 77.

Описан из США (штат Калифорния); тип: «Humboldt Co., Red Mt., in chiphorum, 1866, N 6475, H. N. Bolander» (GH!).

США (юго-запад тихоокеанского побережья — Сьерра-Невада).

Maximowicziella japonica (Maxim.) Khokhr. 1989, Анализ фл. Колымск. нагорья: 15. — *Eriophorum japonicum* Maxim. 1886, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 31 : 111; Palla, 1896, Bot. Zeit. 54, 1 : 151; Юз. 1935, Фл. СССР, 3 : 28; Tang et Wang, 1961, Fl. Reip. Pop. Sin. 11 : 36, tab. XV, fig. *13—18.* — *Scirpus japonicus* (Maxim.) Fern. 1905, Rhodora, 7, 79 : 130, in adnot. — *Scirpus maximowiczii* C. B. Clarke, 1908, Kew Bull., Add. ser. 8 : 30; Ohwi, 1944, Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ. ser. B, 18, 1 : 103; T. Koyama, 1958, Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo (Bot.), 7, 6 : 350, fig. 1; Юрцев, 1965, Бюл. Моск. о-ва исп. прир., отд. биол. 70, 1 : 132; он же, 1966, Аркт. фл. СССР, 3 : 30; Y. T. Lee, 1976, Fl. Cor. 7 : 267; А. Е. Кожевников, 1988, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3 : 181. — *Eriophorum maximowiczii* (C. B. Clarke) Beetle, 1946, Amer. J. Bot. 33, 8 : 663. — *Maximoviczia japonica* (Maxim.) Khokhr. 1985, Фл. Магадан. обл.: 73.

Описан из Японии; тип: «Япония, о-в Хонсю, пров. Рикушу, Намбу, в альпийском поясе, 1865, Tsonoski» (LE!).

Сев. (Россия (Аркт.: Чук., Анад. — низовья р. Пенжины; Вост. Сибирь: Даур. — гольцы сев. Забайкалья; Дальн. Восток: Охот., Удск.)), Вост. ((Россия: Уссур. — хр. Сихотэ-Алинь, Курил. — южн.; КНДР (сев.), Япония (о-в Хоккайдо, о-в Хонсю — сев.)) Азия.

Эти 2 вида включались в состав рода *Eriophorum* главным образом на основании строения околоцветника, состоящего из 6—12 щетинок, удлиняющихся при плодах в 2—3 раза, а также из-за довольно крупных размеров колосков ((0.3) 0.5—1 см дл., 0.3—0.5 см шир.) и плодов ((1.5) 2—2.5 мм дл., 0.6—0.9 мм шир.). Необходимо отметить, что волоски околоцветника пушиц всегда гладкие, а у *Scirpus criniger* и *Maximowicziella japonica* они покрыты довольно густыми вверх направленными шипиками. Такие признаки, как строение зародыша (Van der Veken, 1965) и микроструктура кремнеземных тел в клетках эпидермы плодов (Tucker, Miller, 1990), также не позволяют рассматривать эти виды в составе рода *Eriophorum.*

В заключение выражаю глубокую благодарность научному руководителю Т. В. Егоровой за помощь в подготовке статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Новоселова М. С. Систематика видов *Eriophorum* (*Cyperaceae*) родства *Eriophorum russeolum* // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 8. С. 80—89.

Новоселова М. С. Система рода *Eriophorum* I. Подроды *Erioscirpus, Eriophoropsis, Phyllanthela* // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 11. С. 77—89.

Fernald M. L. The North American species of *Eriophorum*. Pt 1. Synopsis of American species // Rhodora. 1905. Vol. 7. N 77. P. 81—92.

Fernald M. L. The identity of *Eriophorum callitrix* // Rhodora. 1925. Vol. 27. N 324. P. 203—210.

Raymond M. Quelques entités mineures nouvelles de la flore du Québec I // Nat. Can. 1950. Vol. 77. N 1-2. P. 55—71.

Raymond M. Two new *Eriophorum* hybrids from North-Eastern North America // Sv. Bot. Tidskr. 1951. Bd 45. H. 3. S. 523—531.

Raymond M. A new *Eriophorum* hybrid // Mém. Jard. Bot. Montréal. 1957a. N 49. S. 182—184.

Raymond M. The identity of Eriophorum humile Turcz. / Contrib. Inst. Bot. Univ. Montréal. 1957b. N 70. P. 95—105.

Sørensen T. The vascular plants of east Greenland from 71°00′ to 73°30′ N. lat. // Meddel. Grønl. 1933. Bd 101. N 3. 177 S.

Tucker G. C., Miller N. G. Achene microstructure in *Eriophorum* (*Cyperaceae*): taxonomic implications and paleobotanical applications // Bull. Torr. Bot. Club. 1990. Vol. 117. N 3. P. 266—283.

Veken P. van der. Contribution à l'embryographie systématique des *Cyperaceae* — *Cyperoideae* // Bull. Jard. Bot. Bruxelles. 1965. T. 35. N 3. S. 285—354.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 9 VIII 1994

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (470.1)

В. В. Морозов, А. Н. Кулиев

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В ТУНДРАХ СЕВЕРО-ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

V. V. MOROZOV, A. N. KULIEV. FLORISTIC FINDINGS IN THE NORTH-EASTERN EUROPEAN TUNDRA OF RUSSIA

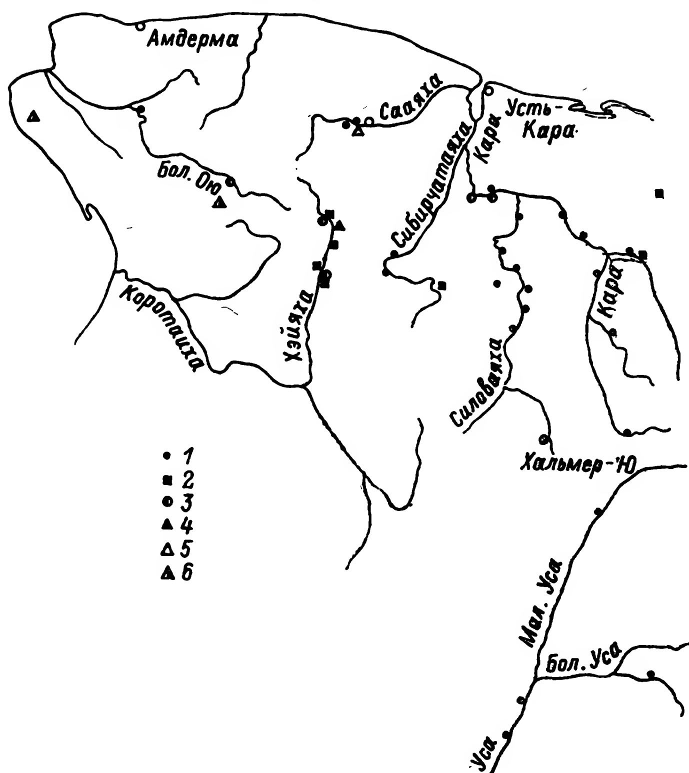
Приведены данные о распространении 70 видов сосудистых растений на востоке Большеземельской тундры и на Полярном Урале. *Astragalus gorodkovii* впервые указан для тундровой зоны Европы.

Настоящая статья является очередным этапом флористического изучения восточной окраины европейских тундр, весьма интересных для осмысления процессов флорогенеза в этом регионе. Работа выполнена в ходе комплексных биологических исследований ВНИИприрода в 1991—1993 гг. В 1991 г. собирался материал для обоснования выбора репрезентативных участков проектировавшегося Большеземельского заповедника, а в два последующих сезона проводились исследования по выявлению мест локализации редких растительных сообществ и районов обитания редких видов позвоночных животных, внесенных в «Красную книгу СССР» и «Красную книгу РСФСР». За указанный период были обследованы следующие районы: на Югорском п-ове с 12 по 16 августа 1991 г. изучена территория между горами Бол. Падея и Мал. Падея на юге и долиной р. Бол. Ою (Великой) на севере; 16—21 августа 1991 г. обследованы каньон р. Сааяха и прилегающие тундры, включая оз. Саато; на востоке Большеземельской тундры с 16 по 27 июля 1991 г. проведено маршрутное обследование долины р. Хэйяха от ее горных верховьев до устья р. Пестаншор; 22—25 августа 1991 г. мы работали в низовьях р. Кара, в окрестностях сопки Тагарей-Седа, урочища Серова-Тоня и оз. Панутаты; с 25 июля по 4 августа 1992 г. обследован район от низовьев р. Нярмаяха на юге до окр. оз. Осовей на севере; 1—4 августа 1992 г. проведены сборы на побережье Байдарацкой губы между факторией Яры и р. Оюяха с о-вом Тарасовей. В горах Полярного Урала обследована территория между ж.-д. ст. Полярный Урал и верховьями р. Хорота с 16 по 21 июля 1992 г.

До сих пор этот регион слабо изучен флористически, и при детальном обследовании можно ожидать новых находок.

Гербарий хранится на биологическом факультете МГУ, частично — во ВНИИприрода Министерства природы РФ. Материал расположен по системе Энглера, виды и роды — в алфавитном порядке.

Woodsia glabella R. Br. Арктоальпийский циркумполярный скальный вид. Найден в нескольких местах на выходах коренных пород в каньоне р. Сааяха, 18—21 VIII 1991, осыпание спор; на выходах известняков и песчаников в нижнем течении р. Кара напротив устья ее левого притока — р. Мал. Серью, 23 VIII 1991; на скалах известняково-мраморного каньона в низовьях р. Няр-



Распространение некоторых растений на Югорском п-ове и хр. Пай-Хой.

1 — Woodsia glabella, 2 — Anthoxanthum alpinum, 3 — Poa glauca, 4 — Cerastium maximum (новое местонахождение), *5 — Erysimum pallasi* (новое местонахождение), *6 — Cassiope tetragona.*

маяха, 25 VII 1992. Распространение таксона в приуральских тундрах (с учетом более ранних опубликованных (Кулиев, Морозов, 1991) данных и наших неопубликованных сборов 1980-х годов) показано на рисунке, *1*.

Dryopteris fragrans (L.) Schott. Бореальный скальный циркумполярный вид. Обитает на каменистых россыпях и скалах различных горных пород, встречается редко. Найден среди скал невысоких горных кряжей в верховьях р. Хэйяха, 17 VII 1991; в каньоне близ устья р. Пестаншор, 26 VII 1991; в долине р. Сааяха на выходах коренных пород, 17 VIII 1991, последнее местонахождение таксона — наиболее северное на хр. Пай-Хой.

Botrychium lunaria (L.) Sw. Бореальный циркумполярный вид. Распространение на хр. Пай-Хой не выяснено (Флора..., 1974; Ребристая, 1977). Обнаружен на разнотравно-моховых лужайках в долине р. Хэйяха у устья р. Пестаншор, 25 VII 1991; на хорошо дренированных склонах в долине р. Нярмаяха, 25 VII 1992; в низовьях р. Кара у р. Тагарейяха, 24 VIII 1991; в каньоне р. Сааяха, 18 VIII 1991; на крутых берегах оз. Падеято под горой Мал. Падея, 15 VIII 1991. Везде редок.

Equisetum fluviatile L. Бореальный циркумполярный вид. До последнего времени на хр. Пай-Хой отмечен только для р. Сибирчатаяха (Кулиев, Морозов, 1991). Встречен по берегам мелких озер в котловине оз. Падеято, 14 VIII 1991; в низовьях р. Кара, по небольшим озеркам с песчаным дном, на водоразделе рек Кара и Сибирчатаяха, 23—24 VIII 1991.

Lycopodium dubium Zoega (*L. pungens* La Pyl.). Гипоарктический циркумполярный вид. Доходит до побережья Хайпудырской губы, встречается в

долине р. Коротаиха и в верховьях р. Кара (Флора..., 1974; Ребристая, 1977). Найден на склоне горы Мал. Падея в кустарничково-лишайниковых щебнистых тундрах, 12 VIII 1991. Это первая находка вида на хр. Пай-Хой.

Diphasium alpinum (L.) Rothm. Арктоальпийский циркумполярный вид. На хр. Пай-Хой известно одно местонахождение — в верховьях р. Сааяха (Ребристая, 1977). По нашим данным, распространен более широко, произрастает в хорошо защищенных местах на сухих прогреваемых склонах речных долин или склонов гор, в кустарничково-моховых тундрах. Обычен в ернико-во-моховых тундрах в долине р. Хэйяха, от устья р. Пестаншор до устья р. Мадагаю Вторая. Далее к северу становится редким. Найден на склонах гор южной экспозиции в верховьях р. Хэйяха, 17—20 VII 1991; по склонам гор у оз. Падеято, 13—14 VIII 1991; в распадках между песчаными холмами у каньона р. Сааяха, 18 VIII 1991.

Juniperus sibirica Burgsd. Гипоарктический евразиатский, преимущественно сибирский вид. К известному распространению таксона в регионе (Флора..., 1974; Ребристая, 1977) следует добавить местообитания на крутых склонах в ерниково-кустарничковых группировках в каньоне р. Хэйяха у ручья Угольный, 24 VII 1991; по разнотравно-кустарничковым склонам на выходах карбонатных пород в долине р. Сибирчатаяха в урочище Сибирчата-Мэг, 18 VII 1990; в низовьях р. Кара напротив устья р. Бол. Серъю, 24 VIII 1991. Это наиболее северные местонахождения вида на европейском Севере.

Potamogeton alpinus Balb. Плюризональный вид Северного полушария. Распространение на хр. Пай-Хой точно не выяснено (Кулиев, Морозов, 1991). Встречен в оз. Падеято на глубине 40 см, 14 VIII 1991, образует заросли. Это наиболее северное местонахождение вида на Югорском п-ове.

P. berchtoldii Fieb. Бореальный (плюризональный) вид. Ранее не отмечался севернее южных отрогов хр. Пай-Хой (Кулиев, Морозов, 1991). Обнаружен в полуспущенных озерах на водоразделе рек Хэнгурсё и Хэйяха, 20 VII 1991; довольно обычен в пойменных озерах низовьев р. Кара, на мелководьях оз. Падеято и окружающих его озерках, 15 VIII 1991.

P. perfoliatus L. Плюризональный вид. Найден в оз. Саато, 18 VIII 1991; в озерах на водоразделе у оз. Панутаты, 23 VIII 1991. Это самая северная находка таксона в регионе, ранее не отмечался севернее среднего течения р. Силоваяха (Морозов, Кулиев, 1990).

P. praelongus Wulf. Бореальный вид. До последнего времени не наблюдался севернее низовьев р. Коротаиха (Ребристая, 1977). Обнаружен в низовьях р. Кара, в водораздельных озерах левобережья близ оз. Панутаты, 22 VIII 1991. Реликтовые озера, видимо, ледникового происхождения, округлой формы, с песчаным дном и прозрачной водой. Рдест растет на глубине, образует заросли.

P. obtusifolius Mert. et Koch. Плюризональный вид. На территории флоры не встречается, ближайшее местонахождение вида — низовья рек Мезень и Печора ниже устья р. Илыч (Флора..., 1974). Найден у пос. Строительный возле коровников, 8 IX 1991, в том же самом озере, где впервые в 1977 г. была обнаружена ряска малая. По-видимому, заносный вместе с сеном из южных областей.

Elymus kronokensis subsp. *kronokensis* (Kom.) Tzvel. Азиатский подвид гипоарктического, преимущественно азиатского вида. Кроме низовьев р. Силоваяха (Кулиев, Морозов, 1991), встречен в долине р. Сааяха на галечниках в каньоне, 15 VIII 1991, а также в нижнем течении р. Кара у горы Тагарей-Седа, на галечниках и песчаных наносах в русле реки, 23 VIII 1991.

E. mutabilis (Drob.) Tzvel. Бореальный сибирский вид. Обнаружен в низовьях р. Кара, у урочища Серова-Тоня, на галечниках и песчаных наносах в пойме реки, 23 VIII 1991. Ранее не был известен севернее низовий р. Силоваяха (Морозов, Кулиев, 1990).

Anthoxanthum alpinum A. et D. Löve. Гипоарктический, преимущественно европейский вид. Распространение на хр. Пай-Хой изучено недостаточно (Флора..., 1974; Ребристая, 1977; Кулиев, Морозов, 1991). Найден в долине р. Нармаяха, в ее низовьях, в мраморном каньоне, на луговинах, 25 VII 1992; по долине р. Хэйяха прослеживается от устья р. Пестаншор вверх до участка, где река прорезает хр. Пай-Хой, 17—27 VII 1991; в окр. оз. Осовейто и в верховьях р. Оюяха, впадающей в Байдарацкую губу, по луговинам на крутых склонах южной экспозиции, 4 VIII 1992. (См. рисунок, *2*).

Festuca vivipara (L.) Smith. Арктический амфиатлантический вид. Встречен в верховьях р. Хэйяха в щебнистой дриадовой тундре, 19 VII 1991; на щебнистых обдуваемых вершинах известняковых холмов в междуречье рек Мадагаю Вторая и Хэнгурсё — левых притоков р. Хэйяха, 24 VII 1991; на крутых обдуваемых склонах и обрывах в низовьях р. Нярмаяха, 25 VII 1992, на голом щебне. Настоящие находки дают представление о южном пределе распространения таксона на хр. Пай-Хой.

Poa glauca Vahl. Арктоальпийский, почти циркумполярный вид. К современным данным о распространении вида на хр. Пай-Хой (Морозов, Кулиев, 1990) следует добавить еще ряд новых находок: скальные обрывы из сланцев на р. Хэйяха, ниже устья ее левого притока — ручья Угольный, 25 VII 1991; верховья р. Хэйяха, участок, где река пересекает хр. Пай-Хой, на выходах коренных пород, 18 VII 1991; низовья р. Кара, на осыпных скальных обрывах близ устья р. Бол. Серъю и в урочище Тагарей-Седа, 22 VIII 1991; скальные обрывы на р. Бол. Ою (Великой) выше устья р. Падеятовис, 13 VIII 1991. (См. рисунок, *3*).

Eleocharis acicularis (L.) Roem et Schult. Бореальный циркумполярный вид. К известным сведениям о распространении вида (Ребристая, 1977; Кулиев, Морозов, 1991) можно добавить новые местонахождения: на наилке по берегам оз. Саато, 15 VIII 1991; на наилке по берегам оз. Панутаты в низовьях р. Кара, 24 VIII 1991.

Carex fuscidula V. Krecz. ex Egor. Арктический азиатско-американский вид. Отмечен в долинах рек Коротаиха и Кара (Ребристая, 1977). Встречен в щебнистых дриадовых тундрах по выходам коренных пород в междуречье рек Хэнгурсё и Мадагаю Вторая, 24 VII 1991; на склонах в долине р. Хэйяха, в ее горной части, 18—19 VII 1991.

C. glacialis Mackenzie. Арктический циркумполярный вид. На хр. Пай-Хой распространение вида изучено слабо (Флора..., 1976; Кулиев, Морозов, 1991). Найден на известняковых холмах в междуречье рек Хэнгурсё и Мадагаю Вторая, 22 VII 1991; на выходах коренных пород в верховьях р. Хэйяха, 19 VII 1991; в каньоне р. Сааяха в аналогичных условиях, 19 VIII 1991.

C. juncella (Frio) Th. Fries. Бореальный евразиатский вид. Приводится для долин рек Коротаиха, Кара, Силоваяха (Ребристая, 1977). Встречен в долине р. Хэйяха, 17—27 VIII 1991; в долине р. Сааяха, по берегам на песчаных и галечных наносах, 17—22 VIII 1991.

C. parallela subsp. *redowskiana* (C. A. Mey.) Egor. Гипоарктический сибирский подвид. Предполагавшееся нами ранее широкое распространение таксона по Югорскому п-ову и хр. Пай-Хой подтверждено последними находками: в кустарничково-моховых тундрах в верховьях р. Хэйяха, 17 VII 1991; во многих местах на склонах увалов по долине р. Хэйяха — от р. Хэнгурсё на севере до устья р. Пестаншор на юге, 17—27 VII 1991; в окр. оз. Падеято и в верховьях р. Васьяха, 13—17 VIII 1991; близ каньона на р. Сааяха, в кустарничковых тундрах на склонах долины, 23—24 VIII 1991; в низовьях р. Кара у устья р. Серъю, в урочище Тагарей-Седа и близ оз. Панутаты, 22—25 VIII 1991.

Tofieldia coccinea Rich. Арктоальпийский азиатско-американский вид. От полярного Урала по хр. Пай-Хой доходит до долины р. Хэйяха, где найден

в щебнистых дриадовых тундрах и на выходах коренных пород по увалам в междуречье рек Савайбейтывис, Хэнгурсё и Мадагаю Вторая. Наряду с известными местонахождения вида на р. Серъю (Ребристая, 1977) — самые западные для европейских тундр России.

T. pusilla (Michx.) Pers. Арктоальпийский циркумполярный вид. На хр. Пай-Хой распространение изучено недостаточно (Морозов, Кулиев, 1990; Кулиев, Морозов, 1991). Найден в горных дриадовых тундрах в 6 км выше устья р. Ератосё, в верховьях р. Хэйяха, 19 VII 1991; на выходах известняков у р. Хэнгурсё, 22 VII 1991; на щебнистых крутых береговых склонах р. Кара напротив устья р. Бол. Серъю, 24 VIII 1991.

Cerastium maximum L. Гипоарктический, преимущественно сибирский вид. В европейский сектор Арктики заходит по побережью моря лишь на крайнем северо-востоке Югорского п-ова вплоть до пролива Югорский Шар (Флора..., 1976). Встречен в верхнем течении р. Хэйяха, на высоких песчаных, задернованных береговых склонах близ устья р. Савайбейтывис. Здесь обитает весьма жизнеспособная популяция из многих сотен особей. Произрастает по верхней кромке крутых склонов в дриадово-разнотравной тундре, 20 VII 1991, цветение. Ниже по течению р. Хэйяха ясколка в числе 5—6 особей найдена на зоогенной луговине, на левом берегу р. Хэйяха напротив устья ручья Правый. (См. рисунок, *4*).

Minuartia macrocarpa (Pursh) Ostenf. Арктический, в основном сибирский вид. Западная граница распространения вида в европейских тундрах точно не установлена (Флора..., 1976; Ребристая, 1977). Встречен на месте старой стоянки оленеводов на берегу р. Хэйяха у устья р. Мадагаю Вторая, 22 VII 1991.

Dianthus superbus L. Бореальный евразиатский луговой вид. Северная граница распространения вида на востоке Большеземельской тундры точно не выяснена (Ребристая, 1977; Морозов, Кулиев, 1989, 1990). Наиболее северное место произрастания вида в бассейне р. Кара — низовья реки близ устья р. Бол. Серъю, в урочище Серова-Тоня на пойменных луговинах; в долине р. Хейяха (бассейн р. Коротаиха) на пойменных луговинах, в 2 км выше устья р. Пестаншор.

Batrachium trichophyllum (Chaix) Bosch. Плюризональный вид. Встречен в долине ручья, вытекающего из оз. Падеято, по прирусловым канавам, 14 VIII 1991; в пойменных водоемах нижнего течения р. Кара, в окр. оз. Панутаты, 23 VIII 1991; в мелководных озерах на водоразделе у р. Сааяха близ каньона, 21 VIII 1991.

Ranunculus reptans L. Бореальный голарктический вид. До последнего времени наиболее северным местонахождением считалось среднее течение р. Коротаиха и окр. пос. Хальмер-Ю (Флора..., 1976; Ребристая, 1977). Найден на песчаных отмелях оз. Падеято, 12 VIII 1991; на голых илистых берегах в верховьях р. Васьяха, 14 VIII 1991; в аналогичных условиях по берегам озер в окрестностях каньона на р. Сааяха, 20 VIII 1991; в низовьях р. Кара и у оз. Панутаты, 23 VIII 1991.

R. repens L. Бореальный евразиатский вид. Обнаружен в нижнем течении р. Кара, на пойменных луговинах среди ивняков ниже устья р. Бол. Серъю, 24 VIII 1991. Ранее не был известен севернее верховьев р. Кара (Ребристая, 1977; Морозов, Кулиев, 1990).

Thalictrum minus subsp. *kemense* (Fries) Mela et Cajand. Подвид бореального евразиатского вида. Вверх по долине р. Хэйяха доходит до среднего течения, встречен в разнотравных пойменных ивняках. Обнаружен в разнотравных группировках на крутых склонах в каньоне р. Сааяха, 18 VIII 1991; на пойменных луговинах в нижнем течении р. Кара, 23—25 VIII 1991.

Braya purpurascens (R. Br.) Bunge. Арктический циркумполярный вид. Южная граница распространения в тундрах северо-востока европейской части

России выяснена весьма приблизительно (Флора..., 1976; Ребристая, 1977; Морозов, Кулиев, 1990; Кулиев, Морозов, 1991). Встречен на голом глинистом участке каменистого склона к ручью Ератосё (левому притоку р. Хэйяха), 19 VII 1991; изредка встречается на щебнистых крутых откосах на выходах известняков в низовьях р. Кара напротив устьев рек Бол. и Мал. Серъю, 23 VII 1991.

Descurainia sophioides (Fisch.) Schulz. Плюризональный, в основном евразиатский вид. К данным о распространении вида на хр. Пай-Хой (Морозов, Кулиев, 1990; Кулиев, Морозов, 1991) можно добавить еще два местонахождения на западной окраине ареала вида: низовья р. Кара, урочище Серова-Тоня в верхней части сланцевых обрывов, 22 VIII 1991; на осыпях в каньоне р. Сааяха, 18 VIII 1991.

Erysimum pallasi (Pursh) Fernald. Арктический азиатско-американский вид. Имеющиеся сведения о распространении вида в приуральских тундрах (Морозов, Кулиев, 1989, 1990; Кулиев, Морозов, 1991) следует дополнить местонахождением на р. Сааяха, в каньоне на мелкощебнистой осыпи и по уступам отдельной высокой скалы, вместе с *Descurainia sophioides* и *Androsace triflora*, 18 VII 1991. (См. рисунок, *5*).

E. cheiranthoides L. Бореальный евразиатский вид. На востоке Большеземельской тундры к северу проникает до верховьев рек Кара и Силоваяха (Арктическая..., 1975; Флора..., 1976; Ребристая, 1977). Встречен в нижнем течении р. Кара в урочище Серова-Тоня на незадернованных участках береговых склонов, 22—25 VIII 1991.

Alyssum obovatum (C. A. Mey.) Turcz. Преимущественно азиатский криофитностепной вид. Дополнительно к известным местонахождениям вида на хр. Пай-Хой (Морозов, Кулиев, 1989, 1990) следует добавить многие места в низовьях р. Кара — от устья р. Мал. Серъю вниз до устья р. Тагарейяха, на осыпных склонах, 22—25 VIII 1991.

Rorippa palustris (Leyss) Bess. Плюризональный циркумполярный вид. В бассейне р. Кара наиболее северное местонахождение — среднее течение р. Силоваяха (Кулиев, Морозов, 1991). Найден в нижнем течении р. Кара близ устья р. Бол. Серъю на пойменных песчаных и илистых наносах, 25 VIII 1991.

Rhodiola quadrifida (Pall.) Fisch. et Mey. Арктоальпийский азиатский вид. Встречен в щебнистых дриадовых горных тундрах в верховьях р. Хэйяха близ устья р. Ератосё, 18 VII 1991; на выходах известняков в междуречье рек Хэнгурсё и Мадагаю Вторая, 23 VII 1991. Это наиболее западные находки вида в европейских тундрах.

Spiraea media Schmidt. Бореальный, преимущественно сибирский вид. Северную границу распространения следует уточнить (Флора..., 1976; Ребристая, 1977; Кулиев, Морозов, 1991). По долине р. Хэйяха прослежен до каньона выше устья ручья Угольный, 23 VIII 1991; в долине р. Кара до низовьев, в устье р. Бол. Серъю, на разнотравных лужайках под скалами, 23 VIII 1991.

Potentilla edegii Wormsk. Приморский гипоарктический восточносибирско-американо-европейский галофильный вид. К востоку от дельты р. Печора распространение изучено недостаточно (Флора..., 1976; Железнова, Лавренко, 1981; Арктическая..., 1984). Найден на приморских галофитных лужайках на оз. Тарасовэй, у карского побережья Байдарацкой губы, 3 VIII 1992.

Geum rivale L. Бореальный евразиатский вид. По долине р. Хэйяха прослежен вплоть до ее верховьев: в горной части обитает в сырых разнотравных пойменных ивняках, а также по склонам долины р. Хэйяха и ее крупных притоков в ивняках, 18—27 VII 1991. Обнаружен в котловине оз. Падеято и в ивняковых зарослях долины р. Бол. Ою выше устья р. Падеятовис, 12—15 VIII 1991.

Astragalus gorodkovii Jurtz. Уральский арктический вид. Известен из классического местонахождения с галечников р. Собь на восточном макросклоне

Полярного Урала (Арктическая..., 1986) и из Интинского р-на, с правого берега р. Кожим, в 17 км выше устья р. Лимбекою (Лавренко и др., 1991). Найден на западном макросклоне Полярного Урала, в верхнем течении р. Хороть (бассейн р. Елец), в кустарничково-разнотравных группировках на щебнистых склонах, 18 VII 1992. Определение Б. А. Юрцева.

Vicia sepium L. Бореальный евразиатский вид. На европейском Севере указывается для верховьев р. Воркута и нижнего течения р. Коротаиха (Ребристая, 1977). Встречен в низовьях р. Кара, на разнотравных луговинах в устье р. Бол. Серью, 24 VIII 1991.

Erodium cicutarium (L.) L'Hér. Сорный, в основном евразиатский вид. Широко распространен в окрестностях г. Воркута и пос. Хальмер-Ю. Обнаружен на левом берегу р. Кара, в ее нижнем течении напротив горы Тагарей-Седа, на выходах коренных пород, чуть покрытых наилком, на границе подъема паводковых вод, 24 VIII 1991.

Callitriche hermaphroditica L. Бореальный циркумполярный вид. Северную границу распространения вида следует уточнить (Ребристая, 1977; Кулиев, Морозов, 1991). Найден в мелководных заливах с песчаным дном оз. Бол. Осовэйто, 28 VII 1992.

C. palustris L. Бореальный циркумполярный вид. По сравнению с известными данными о распространении (Ребристая, 1977; Кулиев, Морозов, 1991) оказался обитающим существенно севернее: найден на илистых отмелях оз. Бол. Осовэйто и вытекающей из него р. Нгосовэйяха, 27 VII 1992; в аналогичных условиях на водораздельных озерах в нижнем течении р. Нярмаяха, 26 VII 1992; в мелководных озерах котловины оз. Падеято, 15 VIII 1991; в водораздельных озерах в окрестностях каньона р. Сааяха и оз. Саато, 17—21 VIII 1991; на илистых берегах рек и озер на водоразделе рек Кара и Сибирчатаяха, у оз. Панутаты, 23—24 VIII 1991.

Myriophyllum spicatum L. Бореальный циркумполярный вид. В качестве уточнения северных границ распространения вида в приуральских тундрах (Морозов, Кулиев, 1990; Кулиев, Морозов, 1991) приводим еще два местонахождения: спущенное озеро на плакоре у р. Хэнгурсё, левый приток р. Хэйяха, в окнах среди зарослей арктофилы, 21 VII 1991; небольшие озера в окр. оз. Панутаты, водораздел рек Кара и Сибирчатаяха, 23 VII 1991.

Conioselinum vaginatum (Spreng.) Tell. Бореальный евразиатский вид. По долине р. Хэйяха распространен на север до конца каньона из углистых сланцев, выше устья ручья Угольный, 23—27 VII 1991; по р. Кара доходит до самых низовьев, по скальным обнажениям от устья р. Силоваяха до устья р. Тагарейяха, 22—25 VIII 1991.

Orthilia obtusata (Turcz.) Jurz. Бореальный, преимущественно сибирский вид. Обнаружен во многих местах: в ивняково-ерниковых моховых тундрах по склонам долины р. Хэйяха выше устья р. Пестаншор и близ устья р. Мадагаю Вторая, 26—27 VII 1991; в верховьях р. Хэйяха, в горных кустарничково-моховых тундрах у р. Ератосё, 18—19 VII 1991; на горе Мал. Падея в каменистой кустарничково-лишайниковой тундре на северном склоне, 13 VIII 1991.

Phyllodoce caerulea (L.) Bad. Арктоальпийский, почти циркумполярный вид. Встречается преимущественно в горных тундрах Полярного Урала. Указывается для окр. г. Воркута (Определитель..., 1962). Но в последних сводках по флоре Большеземельской тундры это местонахождение на прилагаемых картах не приводится (Ребристая, 1977; Арктическая..., 1980). Найден в воркутинских тундрах, на плакоре у р. Безымянка (внутри Воркутинского кольца), на северном склоне к ручью, в ерниково-кустарничково-моховой тундре, 15 VIII 1992. Популяция состоит из 15 растений, имеет явно реликтовое происхождение.

Cassiope tetragona (L.) D. Don. Арктический циркумполярный вид. В тундрах северо-востока европейской части России очень редок, известны всего

два местонахождения (Морозов, Кулиев, 1990). (См. рисунок, *б*). Одно из них — на горе Бол. Падея — обнаружено еще А. Шренком. Как оказалось при осмотре этого местообитания 13 VIII 1991, оно совершенно уникально. Здесь широко развиты кассиопово-мохово-лишайниковые тундры, аналогичные гольцовым сообществам Сибири. Кассиопея начинает встречаться на горе Бол. Падея почти от ее подножия, с высоты примерно 250 м над ур. м., и с увеличением высоты обилие ее увеличивается. На плоской вершине горы кассиопея доминирует в слагаемых ею сообществах. Склоны горы покрыты полосами каменных россыпей, чередующимися с полосами суглинистых грунтов, на которых развиваются кассиоповые тундры. Кассиопея образует куртины диаметром до 80 см, темно-зеленого цвета. Другие виды растений встречаются как примесь. Удивительно, что на всех соседних вершинах кассиопея не встречена. Нет сомнения в том, что сообщества из *C. tetragona* на горе Бол. Падея имеют реликтовый характер и генетически связаны с древними ландшафтами плейстоцена.

Trientalis europaea L. Бореальный, преимущественно евразиатский вид. Северная граница распространения на востоке Большеземельской тундры точно не выяснена (Ребристая, 1977). В бассейне р. Хэйяха прослежен на севере вплоть до устья р. Мадагаю Вторая; здесь начиная с вершины холма Хой седмичник уже не редок, обитает в плакорных ивняково-ерниковых моховолишайниковых тундрах, 23—27 VII 1991. Найден также во многих местах в окрестностях оз. Бол. Осовэйто и кряжа Хара-Пэ в горных кустарниковых разнотравно-моховых тундрах, не доходит до моря 10—15 км, 30 VII 1992.

Euphrasia frigida Pugsl. Гипоарктический европейский вид. Для Югорского п-ова известен лишь из одного местообитания в среднем течении р. Бол. Ою (Кулиев, Морозов, 1991). Обнаружен в каньоне р. Сааяха, в разнотравных группировках на кромках обрывов, 19 VIII 1991; на выходах коренных пород в низовьях р. Кара, 24 VIII 1991.

Pedicularis dasyantha (Trautv.) Hadaĉ. Арктический западноевразиатский вид. Южная граница распространения таксона на востоке Большеземельской тундры точно не выяснена. Встречен в горных щебнистых дриадовых тундрах в верховьях р. Хэйяха, в 4 км выше устья ручья Ератосё, 18 VII 1991; на гряде, сложенной известняками, у р. Хэнгурсё, на голом щебне, 20 VII 1991.

P. hyperborea Vved. Низкоарктический западносибирский вид. К известным сведениям о распространении таксона к западу от Полярного Урала (Кулиев, Морозов, 1988, 1991; Морозов, Кулиев, 1989) следует добавить еще одно, наиболее западное в ареале: найден в среднем течении р. Хэйяха ниже устья р. Хэнгурсё на осоковом болоте, 22 VII 1991.

P. palustris L. Бореальный европейский вид. Обычен для заболоченных территорий лесной зоны, заходит в лесотундру по р. Уса (Флора..., 1977). Собран в среднем течении р. Хэйяха близ устья р. Мадагаю Вторая на высокой пойме в разреженных заболоченных осоковых ивняках, 22 VII 1991. Это наиболее северное и первое для тундры местонахождение вида к востоку от дельты р. Печора.

P. labradorica Wirsing. Гипоарктический азиатско-американский вид. Северная граница распространения выяснена недостаточно подробно (Ребристая, 1977; Флора..., 1977). Найден в кустарничково-моховой тундре на выходах известняков у каньона р. Нярмаяха, 26 VII 1992.

Pinguicula alpina L. Гипоарктоальпийский евразиатский вид. К известным сведениям о распространении таксона на востоке Большеземельской тундры (Морозов, Кулиев, 1990; Кулиев, Морозов, 1991) можно добавить еще местонахождения в пятнистых дриадовых и дриадово-осоково-моховых тундрах у подножия горных гряд в верховьях р. Хэйяха, 17—19 VII 1991; по выходам известняков у р. Мадагаю Вторая, 22 VII 1991; на слабо задернованных береговых откосах в каньоне р. Сааяха, 17—20 VIII 1991.

P. vulgaris L. Гипоарктический вид. Найден на конусе выноса р. Яйю при выходе ее из гор в сухих щебнистых кустарничково-лишайниковых тундрах, на пятнах щебня с мелкоземом, 15 VII 1992.

Galium uliginosum L. Бореальный евразиатский вид. Найден в разнотравных ивняках по склонам долины р. Хэйяха, в каньоне между устьями р. Пестаншор и ручья Контактный, 25—27 VII 1991; в низовьях р. Кара по сырым луговинам поймы и в осоковых ивняках у оз. Панутаты, 23—25 VIII 1991.

Linnaea borealis L. Бореальный циркумполярный вид. К известным сведениям о распространении на востоке Большеземельской тундры и на Полярном Урале (Ребристая, 1977; Арктическая..., 1987; Кулиев, Морозов, 1988) следует добавить местонахождения в горных тундрах у оз. Бол. Осовэйто, в защищенных местах среди скал в зарослях ивняков, 1—2 VIII 1992.

Campanula uniflora L. Арктический чукотско-американо-восточноевропейский вид. Распространение в европейских тундрах изучено недостаточно (Флора..., 1976; Арктическая..., 1987; Морозов, Кулиев, 1989). Найден в низовьях р. Кара, на дриадово-разнотравных склонах в урочище Серова-Тоня напротив о-ва Маранго и в пятнистых кустарничково-лишайниковых тундрах на невысоких горных грядах в верховьях р. Ханавэйяха (правого притока р. Сибирчатаяха), 24 VIII 1991.

Solidago lapponica With. Гипоарктический западноевропейско-западносибирский вид. Северная граница распространения таксона на хр. Пай-Хой выяснена не точно (Ребристая, 1977; Арктическая..., 1987; Кулиев, Морозов, 1991). Обнаружен на крутых склонах в долине р. Хэйяха выше устья р. Пестаншор и у ручья Угольный, 25—26 VII 1991; в разнотравных группировках на задернованных склонах в каньоне р. Сааяха, 18 VIII 1991; в низовьях р. Кара близ устья р. Бол. Серъю, на пойменных луговинах, 24 VIII 1991.

Antennaria dioica (L.) Gaertn. Бореальный евразиатский вид. Наиболее северным местонахождением вида на р. Хэйяха является сухая ерниково-лишайниковая тундра близ устьев р. Пестаншор и ручья Угольный, 25 VII 1991.

Artemisia borealis Pall. Гипоарктический, почти циркумполярный вид. Обнаружен в каньоне р. Сааяха, на мелкоземистых осыпях у верхней кромки обрывов, 18 VIII 1991; в низовьях р. Кара в аналогичных условиях по выходам коренных пород на левом берегу напротив сопки Тагарей-Седа, 23 VIII 1991.

Nardosmia laevigata (Willd.) DC. Гипоарктический евразиатский вид. Обнаружен в долине р. Хэйяха — от верховьев в горах до устья р. Пестаншор, по отмелям и галечникам в руслах реки и ее крупных притоков, 17—27 VII 1991; в низовьях р. Кара — от устья р. Силоваяха до устья р. Тагарейяха, 23—25 VIII 1991.

Crepis nigrescens Pohle. Гипоарктический европейский вид. Встречен в долине р. Сааяха на разнотравных береговых склонах, 18 VIII 1991.

Hieracium alpinum L. Арктоальпийский амфиатлантический (гренландско-европейский) вид. Особенности распространения на хр. Пай-Хой не выяснены (Арктическая..., 1987; Морозов, Кулиев, 1990). Обнаружен в долине р. Хэйяха, по глубоким распадкам у каньона реки выше устья р. Пестаншор, на сухих склонах в кустарничково-моховых сообществах, 25—27 VII 1991; в низовьях р. Кара, в горах близ урочища Серова-Тоня, 22—25 VIII 1991.

В связи с представленными данными уточняется картина распространения многих видов растений на востоке европейских тундр. Особенности распространения некоторых видов (например, *Cerastium maximum* и *Cassiope tetragona*) или сообществ с их участием вызывают множество вопросов о путях флорогенеза в рассматриваемом регионе. Размещение мест произрастания *Cerastium maximum* на р. Хэйяха и *Cassiope tetragona* на горе Бол. Падея, а также состав растительных сообществ на горе Бол. Падея однозначно свидетельствуют о реликтовом характере этих местонахождений указанных видов.

Какого-либо удовлетворительного объяснения таких фактов (кроме случайного стечения обстоятельств) пока найти не удается. Это положение усугубляется недостаточной флористической изученностью юго-западной и северной частей Югорского п-ова. Возможно, более тщательное обследование указанных территорий прольет свет на загадки в распространении растений в данном регионе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. М. — Л., 1975—1987. Т. 7—10.

Железнова Г. В., Лавренко А. Н. О новых для острова Вайгач видах растений // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 4. С. 502—504.

Кулиев А. Н., Морозов В. В. Флористические находки на востоке Большеземельской тундры и на Полярном Урале // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 3. С. 443—447.

Кулиев А. Н., Морозов В. В. Новые данные о распространении сосудистых растений на Пай-Хое и Полярном Урале // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 9. С. 1323—1330.

Лавренко А. Н., Сердитов Н. П., Улле З. Г. Числа хромосом некоторых видов цветковых растений Урала (Коми АССР) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1622—1624.

Морозов В. В., Кулиев А. Н. О некоторых флористических рубежах в свете новых находок на востоке Большеземельской тундры и западном макросклоне Полярного Урала // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 3. С. 339—350.

Морозов В. В., Кулиев А. Н. Материалы к познанию флоры Югорского полуострова и хребта Пай-Хой // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 11. С. 1603—1610.

Определитель высших растений Коми АССР. М.—Л., 1962. 359 с.

Ребристая О. В. Флора востока Большеземельской тундры. Л., 1977. 334 с.

Флора северо-востока европейской части СССР. Л., 1974. Т. 1. 274 с.; 1976. Т. 2. 316 с.; 1976. Т. 3. 294 с.; 1977. Т. 4. 311 с.

Всероссийский научно-исследовательский
институт охраны природы
Знаменское—Садки

Получено 21 II 1994

УДК 581.9 (470.21)

С. Р. Майоров, Т. Е. Крамина, Г. А. Пронькина

ОЗЕРНЫЕ ГИДРОФИТЫ ОСТРОВОВ КАНДАЛАКШСКОГО ЗАЛИВА БЕЛОГО МОРЯ

S. R. MAYOROV, T. E. KRAMINA, G. A. PRONKINA. LAKE HYDROPHYTES IN THE ISLANDS OF KANDALAKSHA BAY (WHITE SEA)

Изучена флора 39 озер, расположенных на 6 островах Кандалакшского залива (Кандалакшский государственный заповедник). Приведен список растений — озерных гидрофитов, в котором насчитывается 24 вида.

Мурманская обл. и Карелия во флористическом отношении изучены сравнительно подробно (Флора..., 1959—1966; Раменская, 1960, 1983; Раменская, Андреева, 1982). Однако опыт показывает, что при общефлористических исследованиях гидрофиты нередко ускользают от внимания. Цель настоящей работы — уточнение списка гидрофитов о-ва Великий (Богданова, Вехов, 1969) и флористическое изучение озер других островов залива, входящих в Кандалакшский государственный заповедник. В августе 1983 г. (о-в Великий) и в августе 1984 г. было изучено 39 озер на 6 островах (Великий, Олений, Ламбин, Ряжков, Лодейный, Бережной-Власов; см. рисунок). Основное внимание уде-

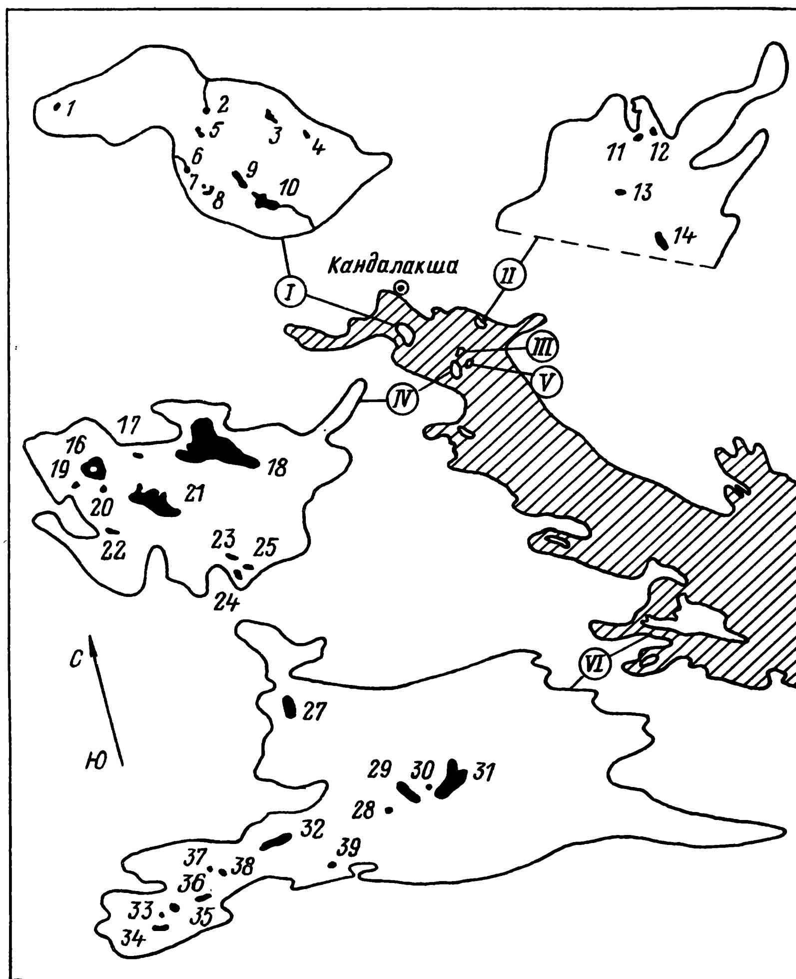


Схема расположения и нумерация изученных озер островов Кандалакшского залива.

Масштаб изображения островов различный. *I—VI* — острова: *I* — Олений, *II* — Бережной-Власов, *III* — Ламбин, *IV* — Лодейный, *V* — Ряжков, *VI* — Великий. *1—39* — озера. Некоторые озера имеют собственные имена: *5* — Полевые, *7* — Силавинское Верхнее, *8* — Силавинское Большое, *16* — Островное, *17* — Промежуточное, *18* — Бабье Море, *20* — Заболотное, *21* — Питьевое, *27* — Морцы, *28* — Скопы, *29* — Малое Кумяжье, *30* — Гагар, *31* — Большое Кумяжье, *32* — Огородное, *34* — Еремеевское, *36* — Клюквенное или Тростниковое, *39* — Лобанишное. Прочие озера собственных имен не имеют.

лялось гидрофитам, параллельно составлялись списки прибрежных растений. Гербарные материалы переданы в Гербарий Московского университета (MW) и в Кандалакшский государственный заповедник.

Островные озера в основном невелики. Самые большие из них (площадью более 5 га) — озера Морцы, Еремеевское, Огородное, Большое Кумяжье, Малое Кумяжье (о-в Великий), *9* и *10* (о-в Олений), Бабье Море (о-в Лодейный). Остальные — маленькие озера, расположенные в небольших заболоченных котловинах. Часть из них (*11* и *12* на о-ве Бережной-Власов; *19*, *20*, *22—25* на о-ве Лодейный) — по сути дела непересыхающие мелководные лужи. В озерах Бабье Море (*18*), *19* и *23* на о-ве Лодейный и в озере *11* на о-ве Бережной-Власов вода солоноватая, а в *25* на о-ве Лодейный — соленая, так как они расположены близ берега моря и во время приливов в них попадает морская вода. На

островах Великий и Олений озера глубокие, до 8—10 м, на островах Бережной-Власов и Лодейный — мелководные, глубиной менее 1.5 м.

Нами обнаружены следующие виды водных растений.

Sparganium angustifolium Michx. Несколько вегетирующих экземпляров найдено в оз. Морцы.

S. gramineum Georgi. Отмечен в 3 озерах на о-ве Олений. Возможно, пропускается из-за сходства некрупных вегетирующих экземпляров со *S. hyperboreum*.

S. hyperboreum Laest. Достоверно обнаружен только в озерках на о-ве Бережной-Власов. Типичными местообитаниями этого вида являются небольшие водоемы (скальные ванны, непересыхающие лужи и т. п.), поэтому в озерах он встречается редко.

S. minimum Wallr. Наиболее обычный для островов залива вид этого рода. Отмечен примерно в половине озер. Цветут, как правило, только те растения, которые оказались на сплавине или на илистом берегу в результате понижения уровня воды. Обычен для ручьев, вытекающих из озер и болот. На о-ве Бережной-Власов найдены наземные растения *S. minimum* вопреки мнению М. Л. Раменской (1983) о «только плавающей форме». Эти растения находились в пересохшей мочажине на сплавине.

S. simplex Huds. Отмечен только на о-ве Ряжков, где растет в изобилии. Легко пропускается, так как растения большей частью только вегетируют и их плавающие листья при небольшой ширине (4—6 мм) почти по всей длине плоские и не имеют характерного трехгранного сечения. Поэтому некрупные растения этого вида могут быть ошибочно приняты за *S. minimum*, от которого отличаются большими размерами и особенностями жилкования листьев (Цвелев, 1983). Зацветающие растения были найдены только в мочажине у края сплавины.

Potamogeton alpinus Balbis. Довольно обыкновенный рдест. Часто растет в небольших мелководных озерах; в больших озерах встречается, как правило, на мелководьях, на глубине до 1 м.

P. berchtoldii Fieb. Найден в 8 озерах. Очень легко пропускается при сборах из-за небольших размеров и буроватого цвета. В типичных условиях — на торфянистом дне на глубине 0.3—0.6 м — без специальных поисков заметить его практически невозможно. Обычно обнаруживаются либо растения у края сплавины, либо обрывки в полосе прибоя. Оценка встречаемости этого вида для Мурманской обл. и Карелии («очень редко») Раменской (1983), очевидно, не соответствует действительности: это довольно обычное растение.

P. gramineus L. Встречен только на о-ве Олений в протоке (зарастающей дренажной канаве?) между так называемыми Полевыми озерами, где растет в изобилии.

P. natans L. Наиболее обычный рдест. Растет на глубине до 1—1.5 м, иногда образует большие заросли.

P. obtusifolius Mert. et Koch. Найден только в Еремеевском оз. на о-ве Великий. Редкий для региона вид. Ранее отмечался южнее (Мяэметс, 1979; Раменская, 1983).

P. pectinatus L. Обнаружен только в мелководном солоноватом оз. Бабье Море на о-ве Лодейный, где растет в изобилии.

P. perfoliatus L. Встречается изредка. Видимо, характерен для больших озер, найден в 4 из них.

P. praelongus Wulfen. Найден только в оз. Малое Кумяжье. Некрупные растения этого вида могут быть не замечены из-за сходства с более обычным *P. alpinus*.

Ruppia maritima L. Литоральное растение. Встречено на о-ве Лодейный в озере с соленой водой.

Распространение гидрофитов в озерах на

Виды	Острова														
	I										II				III
	озера														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Sparganium angustifolium															
S. gramineum		+	+		+										
S. hyperboreum											+	+			
S. minimum		+	+	+	+			+			+	+	+		
S. simplex															
Potamogeton alpinus			+		+			+	+		+	+	+		
P. berchtoldii			+		+										
P. gramineus															
P. natans		+	+		+				+				+		
P. obtusifolius															
P. pectinatus															
P. perfoliatus								+							
P. praelongus															
Ruppia maritima															
Alisma plantago-aquatica								+							
Nymphaea candida		+		+											
N. tetragona					?				+						
Nuphar lutea		+	+	+		+			+	+					
Myriophyllum alterniflorum															
M. verticillatum															
Hippuris vulgaris				+		+	+	+			+	+			
Utricularia intermedia															
U. minor	+	+		+	+										
U. vulgaris															

Примечание. I—VI и 1—39 — то же, что и на рисунке.

Alisma plantago-aquatica L. Найден только на о-ве Олений в одном из озер. Обнаружены 2 цветущих экземпляра и несколько подводных вегетирующих растений. На широте Кандалакши это редкий вид.

Nymphaea candida J. et C. Presl. Встречается нечасто. Растет обычно на глубине 1—1.5 м, не образуя больших скоплений.

N. tetragona Georgi. Обычное растение для мелководий больших озер на о-ве Великий, для других изученных островов редкое.

Nuphar lutea (L.) Smith. Обычный вид водной флоры островов. Встречен почти во всех более или менее крупных озерах. Растет на глубине 1—2 м, часто вместе с *Potamogeton natans* образует большие заросли вдоль берега.

Myriophyllum alterniflorum DC. В озерах Большое Кумяжье и Малое Кумяжье образует обширные подводные заросли на глубине около 1.5 м. Цветущих растений очень мало.

M. verticillatum L. Найден только в оз. Морцы, где на мелководье встречается в изобилии и активно цветет.

Hippuris vulgaris L. Довольно обычное растение для небольших озер и мелководий крупных озер. Пышно разрастается в непересыхающих лужах, в озерах роль этого вида в формировании водной растительности незначительна. Исключение составляют оз. Морцы на о-ве Великий и оз. Силавинское Большое на о-ве Олений, в которых *H. vulgaris* растет в большом количестве. Цветут обычно отдельные экземпляры на сплавинах или у самого берега. Массовое цветение *H. vulgaris* мы наблюдали только в непересыхающих лужах.

IV										V	VI												
16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39
										+													
+	+			+				+				+		+	+		+	+	+	+	+	+	
																						+	
+	+			+				+			+							+				+	
+					+						+	+					+	+					
																					+		
+						+						+	+	+		+	+	+		+	+	+	+
																				+			
		+																					
											+										+	+	
																		+					
									+														
						?																	
										+						+							
											+	+		+			+	+		+	+		+
											+	+	+	+		+	+	+	+	+	+		+
											+							+					
																						+	
+	+			+	+			+						+								+	
											+												
											+			+	+	+		+		+	+		
											+												

Utricularia intermedia Hayne. В озере встречен только один раз на о-ве Великий. На островах нередко встречается в мочажинных и грядово-мочажинных болотах.

U. minor L. Обычный вид, растущий по краю сплавин на глубине до 30 см. Отсутствует в озерах, не имеющих сплавин по берегам. Легко пропускается из-за небольших размеров.

U. vulgaris L. Редкое для островных озер растение. Встречено только дважды на о-ве Великий. По наблюдениям А. Л. Тамарина (личное сообщение), *U. vulgaris* и *U. intermedia* в озерах на материке значительно более обычны.

Нам не удалось обнаружить вид *Subularia aquatica* L., указанный для о-ва Великий во «Флоре Мурманской области» (1959—1966). Данные о встречаемости обнаруженных видов приведены в таблице.

Прибрежная флора этого района разнообразна, в ней насчитывается около 160 видов. Это растения различной экологической приуроченности — от обитателей олиготрофных болот до видов лесных и скальных местообитаний. *Equisetum fluviatile* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. и *Scirpus lacustris* L. в озерах островов Кандалакшского залива существенной роли в формировании прибрежной растительности не играют. Это объясняется бедностью минерального питания и отсутствием в этих озерах обширных мелководий.

Мы благодарим дирекцию и сотрудников Кандалакшского государственного заповедника за предоставленную возможность работать на заповедных островах и оказанную помощь, а также Ю. Е. Алексеева и А. В. Щербакова за ценные советы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Богданова Н. Е., Вехов В. Н. Флора сосудистых растений острова Великий // Тр. Кандалакшского гос. заповедника. 1969. Вып. 7. С. 126—177.

Мяэметс А. А. Рдест *Potamogeton* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 176—192.

Раменская М. Л. Определитель высших растений Карелии. Петрозаводск, 1960. 485 с.

Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 216 с.

Раменская М. Л., Андреева В. Н. Определитель высших растений Мурманской области и Карелии. Л., 1982. 435 с.

Флора Мурманской области. Т. 1—5. Л., 1959—1966.

Цвелев Н. Н. Заметки о некоторых водных растениях Дальнего Востока // Нов. сист. высш. раст. 1983. Т. 20. С. 238—242.

Московский государственный университет

Получено 31 V 1994

УДК 581.9 (470.61)

В. И. Дорофеев, Б. К. Ганнибал, Е. В. Ветрина

ДОПОЛНЕНИЕ К ФЛОРЕ НИЖНЕГО ДОНА

V. I. DOROFEEV, B. K. GANNIBAL, E. V. VETRINA. THE SUPPLEMENT TO LOWER DON FLORA

Приведены данные о более чем 30 таксонах сосудистых растений, впервые отмеченных для Средне-Донского подрайона флоры Нижнего Дона, из них 9 — впервые для Ростовской обл.

Ботанические исследования проводились в Шолоховском р-не Ростовской обл. во второй половине июня—начале июля 1993 г. Существенную помощь в работе нам оказывали сотрудники Музея-заповедника М. А. Шолохова, заинтересованные в создании природоохранной зоны как неотъемлемой части существующих памятников культуры. Основной задачей на первом этапе явилась наиболее полная инвентаризация флоры реликтовых лесных сообществ поймы р. Дон и интересных участков песчаных степей.

Шолоховский р-н расположен в подзоне настоящих степей. Нами обследовались исключительно долинные ландшафты, отличающиеся лучшей сохранностью и большим разнообразием экотопов и растительности. Работы проводились преимущественно на песчаных массивах левобережья р. Дон, где представлены как типичные долинные сообщества — лесные и луговые, так и склоновые. К последним относят аренные леса на надпойменных террасах, достаточно обширные участки песчаных степей, а также большие массивы лесопосадок (главным образом сосновых). Изучаемая территория целиком находится в пределах Средне-Донского флористического подрайона (СД), который во «Флоре Нижнего Дона» (1984) рассматривается в качестве района.

Наши исследования носили полустационарный характер с базированием в 3 пунктах: 1) станица Вешенская (далее — ст.), 2) ст. Еланская (18 км восточнее ст. Вешенской), 3) урочище Старое (20 км западнее ст. Вешенской); мы охватывали маршрутами окрестности этих мест, в том числе крупное урочище Островное (окр. ст. Вешенской). Несколько экскурсий было совершено на мела правобережья р. Дон.

Из более чем 400 собранных видов сосудистых растений около 8% оказались не отмеченными в СД, в пределах которого расположен Шолоховский р-н. При обработке собранных коллекций выявлено, кроме прочего, несколько

особо интересных для флоры Нижнего Дона видов: *Astragalus lehmannianus*, *A. macropus*, *A. pseudotataricus*, *Eleocharis klingei*, *Erucastrum gallicum* и др., состояние популяций и экосистем которых, вероятно, нуждается в постоянном контроле.

Впервые указываются для флоры Нижнего Дона

Erucastrum gallicum (Willd) O. E. Schulz. Правый берег р. Дон, у пос. Плешаковский, степь, № 508, 29 VI 1993.[1]

Lobularia maritima (L.) Desv. Ст. Вешенская, край дороги, № 454, 26 VI 1993. Растения этого вида используются при озеленении в качестве декоративных фоновых посадок. В условиях Нижнего Дона у растений образуются вполне зрелые плоды, что способствует их естественному возобновлению.

Matthiola bicornis (Sibth. et Smith) DC. Ст. Вешенская, край дороги, № 21, 16 VI 1993. Расселяется так же, как *Lobularia maritima*. Обычно представлен только во флорах городов и поселков.

Rorippa armoracioides (Tausch) Fuss. Правый берег р. Дон, у пос. Белогорский, № 519, 29 VI 1993. Ст. Вешенская, пойма, № 353, 23 VI 1993. Вид, как полагают некоторые исследователи, возник в результате гибридизации *R. austriaca* и *R. sylvestris*. В местах сбора *R. armoracioides* нами отмечались оба родительских вида, что свидетельствует в пользу его гибридогенности.

Sicyos angulatus L. Ст. Вешенская, пойма, огороды, № 531, 3 VII 1993.

Astragalus lehmannianus Bunge. Урочище Старое, песчаная степь, № 311, 22 VI 1993. Урочище Островное, степные склоны коренного берега, № 445, 25 VI 1993. Достаточно редкий для флоры Европы вид, ранее отмечался в небольшом количестве на юго-востоке (низовья р. Волги). В связи с нашими сборами значительно расширяется ареал вида на запад. По всей видимости, участки степей с *A. lehmannianus* требуют определенных природоохранных мер для их защиты от практикующихся в этих местах распашек под бахчевые культуры.

A. macropus Bunge. Ст. Вешенская, края дорог, № 20, 16 VI 1993. Для Восточной Европы приводится только для Днепровского и Волжско-Донского районов.

Rosa villosa L. × *R. rubiginosa* L. Окр. ст. Еланской, правый берег р. Дон, № 637, 12 VII 1993. Крайне редко встречающийся в Восточной Европе гибрид (Бузунова, 1991). Вероятно, необходима охрана экотопа.

Festuca arundinacea Scherb. Восточнее ст. Еланской, у урочища Черня, № 599, 8 VII 1993. Во «Флоре европейской части СССР» (1974) данный вид указывается для Нижнего Дона, однако во «Флоре Нижнего Дона» (1985) он отсутствует. Исходя из этого обстоятельства, мы сочли необходимым привести его в нашей статье.

Впервые отмечаются для Средне-Донского подрайона

Salvinia natans (L.) All. Урочище Старое, пересыхающие тростниковые участки оз. Старое, № 241, 20 VI 1993. Ранее указывался только для низовьев р. Дон. М. Г. Зозулин и В. В. Федяева (1986) приводят его в списке редких и исчезающих видов флоры Ростовской обл.

Thelypteris palustris Schott. Урочище Старое, пойма р. Дон, нависающий берег оз. Старое, № 143, 19 VI 1993. Редкий во флоре Нижнего Дона вид, рекомендован к охране (Зозулин, Федяева, 1986).

---

[1] Коллекторами являются авторы статьи. Гербарные образцы хранятся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Equisetum hyemale L. Урочище Старое, пойменный луг, № 68, 18 VI 1993. В пойме р. Дон обилен.

Cenolophium denudatum (Hornem.) Tutin. Урочище Старое, пойменный лес, № 57, 18 VI 1993. Урочище Островное, пойменный луг, № 539, 4 VII 1993. Довольно обычное для изучаемой поймы растение.

Malabaila graveolens (Spreng.) Hoffm. Урочище Островное, пойменный лес, № 379, 25 VI 1993. В районе исследования представлен хорошо, особенно в пойменном лесу.

Anchusa ochroleuca Bieb. Урочище Старое, коренной берег, песчаная степь, № 220, 19 VI 1993. Во «Флоре Нижнего Дона» (1985) указывался только для Приазовского подрайона в качестве сорного растения.

Cerinthe minor L. Окр. ст. Вешенской, дорога на Дубровское, № 495, 27 VI 1993.

Alyssum tortuosum Waldst. et Kit. ex Willd. Урочище Старое, песчаная степь, № 200, 19 VI 1993. Хорошо представлен как на мелах и известняках, так и на песках; сплошных зарослей не образует.

Lepidium densiflorum Schrad. Ст. Вешенская, сосновые посадки, № 17, 18 VI 1993. Урочище Старое, песчаная степь, № 156, 19 VI 1993. Активно распространяющийся во флоре европейской части России вид. Для Нижнего Дона отмечался только в Бузулукско-Хопёрском подрайоне (Цвелев, 1988).

Silene viscosa (L.) Pers. Урочище Старое, песчаная степь, № 218, 19 VI 1993.

Arenaria serpyllifolia L. Урочище Старое, песчаная степь, № 206, 19 VI 1993.

Ceratophyllum penthacanthum Haynald. Урочище Старое, оз. Старое, № 142, 19 VI 1993.

C. tanaiticum Sapjeg. Урочище Старое, оз. Безымянное, № 292, 20 VI 1993.

Astragalus pallescens Bieb. Урочище Старое, песчаная степь, № 194, 19 VI 1993.

A. pseudotataricus Boriss. Правый берег р. Дон, у пос. Плешаковский, степь, № 633, 12 VI 1993.

Geranium divaricatum Ehrh. Урочище Старое, затопляемые участки разреженного пойменного леса, № 79, 18 VI 1993.

Stachys recta L. Урочище Старое, песчаная степь, № 210, 19 VI 1993.

Limonium scoparium (Bieb.) Stankov (*L. meyeri* (Boiss.) O. Kuntze). Ст. Еланская, пойма р. Дон, № 587, 7 VII 1993.

Plantago maxima Juss. ex Jacq. Урочище Островное, пойменный луг, № 502, 28 VI 1993.

Potentilla arenaria Borkh. Урочище Старое, луг, № 116, 18 VI 1993. Урочище Старое, песчаная степь, № 179, 19 VI 1993.

Chaenorhinum klokovii Kotov. Правый берег р. Дон, окр. пос. Плешаковский, № 622, 12 VII 1993.

Juncus ranarius Song. et Perrier ex Billot. Урочище Старое, пойменный луг, № 407, 18 VI 1993.

Koeleria delavignei Czern. ex Domin. Урочище Старое, пойменный луг, № 102, 18 VI 1993.

Выражаем признательность сотрудникам Гербария БИН РАН за помощь, оказанную в определении видов некоторых трудных таксономических групп.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бузунова И. О. Обзор видов рода *Rosa* L. (*Rosaceae*) секции *Caninae* DC. подсекции *Rubiginosae* Crep. во флоре европейской части СССР // Нов. сист. высш. раст. 1991. Т. 28. С. 85—91.

Зозулин М. Г., Федяева В. В. Редкие и исчезающие виды флоры Ростовской области // Растительные ресурсы. Ч. 3. Редкие и исчезающие растения и растительные сообщества Северного Кавказа. Ростов, 1986. С. 190—211.
Флора европейской части СССР. Т. 1. Л., 1974. 404 с.
Флора Нижнего Дона. (Определитель). Ростов, 1984. Ч. 1. 280 с.; 1985. Ч. 2. 240 с.
Цвелев Н. Н. Флора Хопёрского государственного заповедника. Л., 1988. 191 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 18 VII 1994

УДК 581.9(470.342)

Е. М. Тарасова

НОВЫЕ ВИДЫ ДЛЯ ФЛОРЫ КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ

E. M. TARASOVA. NEW SPECIES FOR THE KIROV REGION FLORA

Указаны местонахождения 27 видов, новых для флоры Кировской обл. Среди них 6 видов местной флоры, 18 заносных и 3 дичающих культивируемых.

Флора Кировской обл. по сравнению с флорой соседних областей и республик изучена слабо. Между тем эта территория, расположенная на востоке европейской части России, одна из интереснейших во флористическом отношении. Далее приведены некоторые виды из числа вновь найденных в последнее время в различных районах Кировской обл., а также в г. Кирове. Виды расположены в алфавитном порядке. Названия даны в соответствии со сводкой С. К. Черепанова (1981). Ссылки на произрастание в соседних Нижегородской обл. и Удмуртии сделаны по работам Д. С. Аверкиева, В. Д. Аверкиева (1985) и О. Г. Барановой с соавт. (1992). Правильность определения видов проверена на кафедре ботаники и экологии растений Удмуртского государственного университета и в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН.

Гербарные образцы наиболее интересных находок переданы в Гербарий БИН.

Artemisia glauca Pall. ex Willd. Несколько экземпляров встречено на ж.-д. насыпи в окр. д. Корчемкино (г. Киров), 24 VII 1993. Лугово-степной вид Сибири и Сев. Америки. Неоднократно был отмечен на близлежащих территориях Удмуртии, Нижегородской и Костромской (Маевский, 1964) областей.

Bulboschoenus maritimus (L.) Palla. Небольшая популяция (12.5×1.5 м) произрастает на обочине шоссе в пойме р. Хлыновки близ впадения в р. Вятку (г. Киров), 14 VIII 1992. Евразиатский и североамериканский умеренно теплолюбивый вид. Во «Флоре европейской части СССР» (1976) указан для Вятско-Камского района. Известен в соседней Удмуртии.

Cerastium davuricum Fisch. ex Spreng. Немногочисленная популяция обнаружена в зарослях ивняка и ольхи серой вдоль р. Камы у д. Харино (окр. пос. Афанасьево), 5 VII 1991. Сибирский горный и лесной вид. В Кировской обл. находится вблизи западной границы своего ареала. Произрастает в пограничных районах Удмуртии.

Circaea lutetiana L. Небольшая популяция найдена на территории Нургушского заказника (Котельнический р-н) в пойме р. Вятки, 2 VII 1992. Растения цвели и плодоносили в несырой низинке на гриве под пологом липы и дуба.

Cirsium arvense (L.) Scop. Большая заросль найдена в конце сентября 1992 г. у ж.-д. путей на ст. Матанцы (г. Киров). Листья надрезаны на 2/3—3/4, с сильными шипами по краям. Европейско-средиземноморский вид.

Collomia linearis Nutt. Неоднократно был собран Н. Г. Ильминских и автором на ж.-д. насыпях г. Кирова (17 VII 1989, 20 VII 1990, 10 VII 1992, 15 VII 1992, 20 VIII 1992). Особенно многочисленные заросли отмечены на грузовой ж.-д. линии ТЭЦ-4, 27 VII 1992. Североамериканский вид, в последние десятилетия широко расселившийся по Предуралью (Флора европейской части СССР, 1981).

Crepis praemorsa (L.) Tausch. Собран в фазе бутонизации в 1.5 км к северо-востоку от пос. Афанасьево, 6 VI 1992. Произрастал рассеянно, но в немалом количестве по безлесным склонам южной экспозиции.

Commelina communis L. Два небольших экземпляра найдены у ж.-д. шпал подъездных путей к ст. Киров-II, 10 VII 1992. Вид имеет преимущественно восточноазиатский ареал, встречается на Кавказе и в Сев. Америке. Неоднократно был отмечен как заносный по ж.-д. путям в Удмуртии.

Dipsacus laciniatus L. Культивируется как декоративное растение. Обнаружен близ Лобановского кладбища г. Кирова (3 вегетативных и 2 отцветающих побега), 29 VIII 1992. Дичает из культуры.

Eleocharis austriaca Hayek. Встречается в большом количестве по торфянистым и глинистым болотам, а также по берегам водоемов среди *Phragmites australis* к северу от с. Макарье на правобережье р. Вятки у г. Кирова, 26 VIII 1992. Вероятно, пропускался и не выделялся из *Eleocharis mamillata* (Определитель..., 1975). Ареал вида охватывает Европу, Зап. Сибирь и Дальний Восток. Указан для соседней Удмуртии.

Erysimum diffusum Ehrh. Известны две популяции этого вида вблизи г. Кирова. Первая, довольно многочисленная популяция произрастает на обочинах Слободского шоссе и по скатам ж.-д. насыпи в месте их пересечения в с. Макарье, 13 VII 1992. Вторая популяция, меньшая по численности, рассеяна по насыпи Слободской ж.-д. в 2—3 км к востоку от первой, 17 VII 1992. (Определение А. Н. Пузырева). Вид более южный, степной. Как заносный давно известен в Подмосковье (Игнатов и др., 1990). Собран в Удмуртии.

Halerpestes salsuginosa (Pall. ex Georgi) Greene. Один цветущий, хорошо развитый экземпляр найден возле грузового склада ж.-д. ст. Киров-II среди зарослей *Potentilla anserina*. 10 VII 1992. Сибирский вид солончаков и болотистых лугов (Флора СССР, 1937). Нам не известно о находках этого вида на сопредельных территориях.

Melampyrum polonicum (Beauverd) Soó. Произрастает на луговине у полотна Котласской ж.-д. в районе д. Раковки (г. Киров), 29 VI 1992. Небольшая популяция (до 15 экземпляров). Среднеевропейский вид, редкий для Волжско-Камского региона. Известны находки на ж.-д. путях в Удмуртии.

Mentha longifolia (L.) L. Вид широко культивируется и активно дичает. В «Определителе растений Кировской области» (1977) не указан, хотя один экземпляр из Вятско-Полянского района имеется в гербарии Кировского краеведческого музея («...в кустах по берегу р. Тоймы у д. Тойма, 9 IX 1925, А. Фокин»). В то же время в южных районах области встречаются обильные заросли вдоль родников и по берегам рек, преимущественно на открытых местах. Собран: в Советском р-не в зарослях прибрежного ивняка по правому берегу р. Немды вблизи д. Фокино, 20 VIII 1987; ниже по течению около д. Камень, 9 VIII 1988; у родников на берегу оз. Быковское в Суводском

бору, 14 VII 1989; в Уржумском р-не в овраге у родника в окр. д. Мамашево, 9 VII 1989; в кустарнике по берегу р. Вятки вблизи бывшей д. Орешник, 8 VIII 1990. В 1989—1993 гг. вид неоднократно наблюдался и был собран в оврагах, на пустырях и в других рудеральных местах г. Кирова.

M. spicata L. Встречен среди кустарника в пойме р. Салтановки у с. Макарье (г. Киров), 14 VIII 1993. Этот евразиатский степной вид особенно культивируется в области. Изредка дичает.

Nonea rossica Stev. Собран в г. Кирове на ж.-д. насыпи у о/п «Лепсе», 9 VI 1992, и у ст. Матанцы, 30 VI 1992; в Свечинском р-не области на ж.-д. полотне о/п «Капиданцы». Во всех случаях было найдено по одному экземпляру этого вида.

Peplis alternifolia Bieb. Встречен на песчаной почве в колее лесной дороги у ручья в окр. д. Монастырское (ж.-д. разъезд «Чащинский») Юрьянского р-на, 21 VII 1988. Восточноевропейский и западноазиатский вид. В Кировской обл. находится вблизи северной границы своего ареала. Вид отмечен в соседней Нижегородской обл. (Аверкиев, Аверкиев, 1985).

Plantago intermedia DC. В гербарии Кировского краеведческого музея имеется сбор Л. Б. Колокольникова от 24 VIII 1977, сделанный в посеве овса на ферме № 1 Вятского сельхозтехникума (*P. scopilorum* Pavl.). В «Определитель растений Кировской области» (1977) вид не включен. В настоящее время изредка встречается в г. Кирове по нарушенным местам: на пустыре около комбината хлебопродуктов рядом с ж.-д. путями, 18 VIII 1989; на грузовой пристани возле уреза воды, 14 VIII 1992 (один экземпляр); на откосе ж.-д. полотна у с. Красное в составе луговой растительности, 7 VII 1991. Евросибирский вид. Более ксерофилен, чем обычный у нас *P. major.* Произрастает на территории Удмуртии.

Polygonum bungeanum Turcz. Вполне развитый нецветущий экземпляр найден на пустыре, загрязненном массами из отстойников очистных сооружений канализационно-насосной станции в д. Кочурово (г. Киров), 28 VIII 1992. Редкий, заносный (с Дальнего Востока) вид. В последние годы найден в Удмуртии.

P. weyrichii Fr. Schmidt. Большие цветущие заросли встречены в окр. г. Кирова вблизи посадок этого вида по берегу пруда у полевой базы Учебно-опытного хозяйства Кировского сельскохозяйственного института (УОХ КСХИ), 28 VII 1992. Заросли покрывают обочины полевой дороги, отделяющей их от места посадки, и спускаются к ручью. Расселение по нарушенному склону в сторону ручья происходило, вероятно, за счет вегетативного размножения. Восточноазиатский вид травянистых склонов. Культивируется редко.

Poterium polygamum Waldst. et Kit. Произрастает обильно в окрестностях деревень Сумороки и Подозерье на протяжении 500 м вдоль ж.-д. ветки к грузовому порту на р. Вятке, 30 V 1992; в несколько меньшем числе — севернее ст. Матанцы вдоль ж.-д. полотна на протяжении 200—300 м и частично на самой станции, 17 VII 1993. Наряду со взрослыми цветущими и плодоносящими особями имеется большое количество молодых растений и всходов. По нашим наблюдениям, вид активно расселяется (семенами), внедряется в окружающие нарушенные и полуестественные сообщества и может натурализоваться и закрепиться в составе местной флоры. Вид имеет европейско-средиземноморско-малоазиатское распространение. Ближайшие места произрастания — Украина и Ср. Азия (Флора СССР, 1941).

Rorippa austriaca (Crantz) Bess. Собран в окр. д. Бони вблизи г. Кирова на скате ж.-д. насыпи и в придорожной канаве, 15 VII 1992. Европейско-средиземноморский лугово-болотный вид. Отмечен в соседней Удмуртии.

Sisymbrium irio L. Встречен в г. Кирове между ст. Матанцы и д. Оверинцы на ж.-д. насыпи, 30 VI 1992. (Определение А. Н. Пузырева). Имеет европейско-североамериканский ареал. Найден в Удмуртии (г. Ижевск).

Sorbus sibirica Hedl. Небольшой куст отмечен на бровке ж.-д. насыпи в районе Нововятска (г. Киров), 20 VII 1990. Во «Флоре СССР» (1939) указан для Волжско-Камского района. Из сопредельных территорий известен в Республике Коми (Флора северо-востока..., 1976). Преимущественно сибирский вид, заходящий на северо-восток европейской части России. Однако данный экземпляр заносного происхождения.

Veronica incana L. Небольшое количество особей найдено на ж.-д. насыпи у ст. Капиданцы в Свечинском р-не, 20 VI 1989. Степной евразиатский вид (Флора европейской части СССР, 1981).

Xantium spinosum L. Одна особь найдена на городской свалке у пос. Костино в окр. г. Кирова, 15 VIII 1992. (Определение А. Н. Пузырева). Американский вид, изредка встречающийся в средней полосе России (Игнатов и др., 1990). Неоднократно был собран в Удмуртии.

Автор особенно благодарен Н. Н. Цвелеву за подтверждение правильности определения ряда видов, а также А. Н. Пузыреву и Н. Г. Ильминских за консультации и помощь в определении видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверкиев Д. С., Аверкиев В. Д. Определитель растений Горьковской области. Горький, 1985. 320 с.

Баранова О. Г., Ильминских Н. Г., Пузырев А. Н., Туганаев В. В. Конспект флоры Удмуртии. Ижевск, 1992. 141 с.

Игнатов М. С., Макаров В. В., Чичев А. В. Конспект флоры адвентивных растений Московской области // Флористические исследования Московской области. М., 1990. С. 5—105.

Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. Л., 1964. 880 с.

Определитель растений Кировской области. Киров, 1975. Ч. 1. 256 с.; 1977. Ч. 2. 304 с.

Флора северо-востока европейской части СССР. Т. 3. Л., 1976. 113 с.

Флора европейской части СССР. Л., 1978. Т. 2. 236 с.; 1981. Т. 5. 400 с.

Флора СССР. М.—Л., 1937. Т. 7. 691 с.; 1939. Т. 9. 539 с.; 1941. Т. 10. 673 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Удмуртский
государственный университет
Ижевск

Получено 11 VII 1994

УДК 581.9:502.72(470.23)

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 12

Н. И. Науменко

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В ЛЕСОСТЕПНОМ ЗАУРАЛЬЕ

N. I. NAUMENKO. FLORISTIC FINDINGS IN THE FOREST-STEPPE PART OF TRANS-URAL REGION

Приведен флористический список 80 видов, являющихся интересными флористическими находками для исследуемой территории (лесостепное Зауралье): из них 64 отмечены на пределах их естественного распространения, 6 приводятся впервые для флоры Сибири.

Традиционно Зауральской лесостепью принято считать часть лесостепной зоны Западной Сибири, ограниченную на западе краем Зауральского пенеплена, а на востоке — долиной р. Ишим. Территория наших исследований 1986—1993 гг. включает в себя значительную часть общей площади лесостепного Зауралья, в том числе Курганскую обл. и некоторые районы сопредельных административных областей.

Флористические данные по рассматриваемой территории содержатся в работах П. Н. Крылова (1878, 1881, 1882, 1885, 1892, 1927—1949), А. Я. Гордягина (1900, 1901), Н. А. Ивановой и И. М. Крашенинникова (1934), А. А. Генкеля и П. Н. Красовского (1937), В. С. Говорухина (1937), К. П. Федотовой (1988). Флора лесостепного Зауралья вошла во «Флору Сибири» (1987, 1988а, б, 1990а, б, 1992, 1993). В результате обобщения фактического (гербарного и литературного) материала и собственных исследований нами составлен и проанализирован флористический список, включивший в себя 1100 видов сосудистых растений из 462 родов и 101 семейства (Науменко, 1992, 1994). Впервые в Курганской обл. зарегистрировано 95 видов. Частично список флористических находок опубликован ранее (Науменко, 1991). Далее приведены краткие данные о новых флористических находках. Гербарные образцы хранятся на кафедре ботаники биолого-почвенного факультета Санкт-Петербургского университета (LECB), в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН (LE) и в Курганском педагогическом институте.

Виды, в равнинном Зауралье находящиеся на южной границе распространения

Cystopteris fragilis (L.) Bernh. Очень редкий в равнинном Зауралье папоротник, приуроченный к обнажениям известняков и кристаллических пород. Встречается местами по лесным склонам правого берега р. Синары в Катайском р-не Курганской обл. и Каменск-Уральском р-не Свердловской обл. Интерес представляют находки в долине р. Тобол на береговых осыпях лесных ручьев — у с. Нагорское (под 55° 10′ с. ш.; 21 VII 1987) и восточнее д. Лютинка Кустанайской обл. (54° 10′ с. ш.; 6 VIII 1993).

Botrychium lunaria (L.) Sw. По всей видимости, исчезающий или исчезнувший вид зауральской флоры. Без указания точек сбора приводится для Курганского округа Ивановой и Крашенинниковым (1934). Документально подтверждается более поздней находкой В. Гаврилюка (Кетовский р-н, в сосновом бору, 21 VI 1950); образец хранится в Курганском краеведческом музее.

Diphasiastrum tristachyum (Pursh) Holub. Впервые для сибирской флоры отмечен нами, 12 VIII 1993, в бору зеленомошном между селами Иковка и Старый Просвет (под 55° 30′ с. ш.). Интересно, что в Зауралье севернее широты г. Кургана довольно обычен *D. zeilleri* (Rouy) Holub (*D. complanatum* (L.) Holub×*D. tristachyum*) и реже встречается *D. complanatum*.

Milium effusum L. На южном пределе равнинной зауральской части ареала отмечен нами у с. Бединка Курганской обл. в сосново-березовом зеленомошнике, 10 VI 1991 (под 56° 45′ с. ш.).

Poa remota Forsell. Отмечен нами впервые для Курганской обл. близ с. Старый Просвет на низине в сосновом лесу, 22 VI 1989; у с. Бединка в березовом заболоченном лесу, 10 VI 1991; в окр. г. Кургана, 12 VI 1993.

Carex chordorrhiza Ehrh. Найден на верховом болоте у с. Бединка, 13 VI 1991. Л. И. Малышев (Флора Сибири, 1990а) приводит для Курганской обл. еще одно местонахождение — с. Новониколаевское.

C. disperma Dewey. В Курганской обл. отмечен нами впервые в 5 км северо-западнее с. Бединка в сфагновом березово-еловом лесу, 10 VI 1991.

C. globularis L. На исследуемой территории известен из двух точек: П. Н. Крыловым во «Флоре Западной Сибири» (1929) приведен для Илецко-Иковской лесной дачи; нами отмечен в ельнике зеленомошном у с. Бединка, 11 VI 1991.

C. juncella (E. Fries) T. Fries. Очень редкий вид на южной границе ареала. Приводится Федотовой (1988) для поймы р. Нияп у с. Тебеняк. Нами найден севернее, близ с. Бединка, на лесном верховом болоте, 13 VI 1991.

C. loliacea L. В Курганской обл. найден лишь у с. Бединка в ельнике зеленомошном, 12 VI 1991.

C. montana L. Найден нами в сосново-березовом зеленомошном лесу у с. Бединка, 11 VI 1991. Приводится впервые для флоры Сибири; неморальный вид на юго-восточном пределе распространения.

C. muricata L. Найден в ивняке по берегу лесного ручья у с. Иковка, 19 VI 1991, впервые в Курганской обл.

Eleocharis mamillata Lindb. fil. На рассматриваемой территории встречается редко. С. В. Бубнова (Флора Сибири, 1990а) указывает его для окр. д. Травное. Нами отмечается для окр. с. Рынки на сплавине заболоченного озера, 12 VI 1990.

Juncus conglomeratus L. Очень редкий вид на юго-восточной границе зауральской части ареала. Указан Федотовой (1988) для с. Боровлянка Белозерского р-на. Нами отмечен севернее, на лесной дороге у с. Бединка, 29 VII 1991.

J. filiformis L. Найден впервые в Курганской обл. у с. Бединка в разнотравье луговой опушки березового леса, 10 VI 1991.

Coeloglossum viride (L.) C. Hartman. Отмечен однажды в заболоченном сосново-березовом лесу юго-восточнее с. Бединка, 12 VI 1991.

Corallorhiza trifida Chatel. Очень редко; отмечен нами в ельнике у с. Бединка, 12 VI 1991. Кроме того, Федотовой (1988) указывается для боров Илецко-Иковского массива.

Epipogium aphyllum (F. W. Schmidt) Sw. Впервые в Курганской обл. найден нами в ельнике зеленомошном у с. Бединка, 28 VII 1991. Это наиболее южная точка зауральской части ареала.

Goodyera repens (L.) R. Br. Известен из нескольких точек на севере Курганской обл. — близ с. Тебеняк (Федотова, 1988) и в ельниках у с. Бединка, по нашим сборам 1991 г.

Spiranthes amoena (Bieb.) Spreng. Очень редок. Собран в сосновом лесу близ г. Кургана, 10 VII 1991.

Betula humilis Schrank. В Курганской обл. вид известен из двух точек в северных районах — у с. Бединка (Балдинское верховое болото) и за с. Озеро Вавилово (Пышминское болото). Это южная граница ареала вида в Зауралье.

B. nana L. Встречен в тех же местах произрастания, что и предыдущий вид. Интерес представляет находка гибрида *B. nana* × *B. humilis* на Балдинском болоте у с. Бединка, 13 VI 1991.

Stellaria longifolia Muehls ex Willd. Единственная в Курганской обл. находка — близ с. Бединка в ельнике зеленомошном, 28 VII 1991.

S. holostea L. В лесостепном Зауралье известен из одной точки — близ г. Кургана в бору, VII 1972. Образец собран Федотовой и хранится в Курганском growинституте.

Actaea erythrocarpa Fisch. Найден в ельнике зеленомошном у с. Бединка, 12 VI 1991.

A. spicata L. Как и предыдущий вид, впервые в Зауралье на южном пределе ареала отмечен у с. Бединка в ельнике, 28 VII 1991.

Chrysosplenium alternifolium L. Редкий в равнинном Зауралье вид; найден лишь в еловом лесу у с. Бединка.

Potentilla intermedia L. Бореальный вид. Вероятно, близ юго-восточного предела распространения изредка встречается на севере Курганской обл. Отмечен В. И. Курбатским (Флора Сибири, 1988б) у с. Ушаковское и найден нами близ с. Бединка на злаково-разнотравной опушке березового леса, 12 VI 1991.

Rosa glabrifolia C. A. Mey. ex Rupr. Вид, довольно обычный во влажных лесах долины р. Исеть и севернее; редко встречается к югу от 56° с. ш., главным образом в Притоболье. Не приведен во «Флоре Сибири» (1988б).

Vicia biennis L. Очень редкое растение на восточном пределе урало-западносибирской части ареала (Никифорова, 1988). Найдено в 4—5 км юго-западнее с. Зырянка Катайского р-на Курганской обл. в березовом лесу, 21 VII 1990. Заслуживает внимания указание на находку *V. picta* Fisch. et Mey. у с. Глядянское (Федотова, 1988), не подтвержденное, однако, гербарием.

Viola epipsila Fries. Очень редко встречается на севере Курганской обл. — у с. Ушаковское (Федотова, 1988) и близ с. Бединка в заболоченном березовом лесу, 10 VI 1991.

Daphne mezereum L. Единственная находка на территории исследования — у с. Бединка в березовом лесу по берегу ручья, 28 VII 1991.

Galeopsis speciosa Mill. Очень редкий в лесостепном Зауралье сорный вид. Отмечен лишь севернее 56° с. ш. у сел Тебеняк, Бединка и Самохвалово.

Виды, в равнинном Зауралье находящиеся на северной границе распространения

Crypsis alopecuroides (Pill. et Mitt.) Schrad. Очень редкое растение; Г. А. Пешкова (Флора Сибири, 1990а) приводит его из единственного местонахождения на Алтае. В Курганской обл. сделаны находки по берегу р. Тобол у с. Утятское (Федотова, 1988) и между селами Куртан и Одино, по нашим сборам 20 VIII 1990.

C. schoenoides (L.) Lam. Встречен в пойме р. Тобол в 9 км юго-восточнее с. Усть-Уйское, 3 VII 1991. Для Курганской обл. приводится впервые.

Melica altissima L. Редкий вид на северной границе ареала в Западной Сибири. Известно несколько местонахождений в Притоболье южнее 54° 30′ с. ш. — близ сел Звериноголовское, Озерное, Украинец, Усть-Уйское.

Puccinellia kulundensis Serg. Западносибирский вид. На северо-западной границе ареала найден нами на солончаковом берегу оз. Медвежье в Курганской обл., 22 VI 1990.

P. waginiae Bubnova. Степной западносибирский вид. На северо-западном пределе распространения отмечен однажды на солонцовом лугу в пойме р. Тобол у г. Кургана, 23 VI 1989.

Allium praescissum Reichenb. Заволжско-казахстанский вид на северном пределе ареала; отмечен на лугах Притоболья у с. Усть-Уйское В. М. Доронькиным, VII 1990. Там же позднее собран нами.

Allium globosum Bieb. ex Red. Найден на карбонатных обнажениях правого берега р. Тобол в 9 км юго-восточнее с. Усть-Уйское, 3 VIII 1991.

A. lineare L. Редкий вид для флоры южной Сибири. В Курганской обл. известен из одного местонахождения — у с. Усть-Уйское на степном лугу в пойме р. Тобол, 14 VI 1990. Указания разных авторов на находки этого вида не подтверждаются гербарием и относятся к *A. strictum* Schrad.

Atraphaxis frutescens (L.) Koch. Впервые на исследуемой территории этот вид отмечен в 9 км юго-восточнее с. Усть-Уйское на степных известняковых обнажениях правого берега р. Тобол, 3 VII 1991.

Dianthus uralensis Korsh. Отмечен, как и предыдущий вид, на известняковом склоне правого берега р. Тобол юго-восточнее с. Усть-Уйское, 14 VI 1990. Эндемик южного Урала и Зауралья.

Ranunculus polyphyllus Waldst. et Kit. ex Willd. Отмечен в старицах южного Притоболья, близ сел. Звериноголовское, Украинец и Усть-Уйское.

R. polyrrhizus Steph. Впервые в лесостепном Зауралье отмечен в степи между селами Чулошное и Филиппово Половинского р-на Курганской обл., 29 V 1990.

Arabidopsis thaliana (L.) Heynh. Изредка встречается в борах Притоболья близ г. Кургана, сел. Темляково и Старый Просвет.

A. toxophylla (Bieb.) N. Busch. Впервые в Курганской обл. отмечен нами на лугах южного Притоболья у с. Усть-Уйское, 4 VII 1991, и близ с. Звериноголовское, 29 V 1991.

Erysimum leucanthemum (Steph.) B. Fedtsch. Встречен однажды на солонце близ с. Чулошное, 6 VI 1989. Данная точка (под 54°45′ с. ш.) является наиболее северным местонахождением вида.

Isatis costata C. A. Mey. Впервые в Курганской обл. отмечен на известняковых осыпях правого берега р. Тобол в 9 км юго-восточнее с. Усть-Уйское, 3 VII 1991, а также вдоль ж.-д. насыпи между станциями Просвет и Иковка, 19 VI 1991, как заносное.

Orostachys thyrsiflora Fisch. Новый для исследуемой флоры вид; найден на степном склоне правого берега р. Тобол в 9 км юго-восточнее с. Усть-Уйское, 3 VII 1991.

Sedum stepposum Boriss. Известен из немногих пунктов юго-запада Курганской обл. — близ сел Дулино, Васькино, Загребино, Трехозерка, Усть-Уйское.

Potentilla arenaria Borkh. (*P. glaucescens* Willd.) Найден в южном Притоболье на степных лугах близ сел Усть-Уйское и Звериноголовское.

P. multifida L. Редкий вид зауральской флоры. Местонахождение его у с. Сосновка по обочине грунтовой дороги, 12 VII 1993, — одно из самых северных (под 56° с. ш.).

Melilotus wolgicus Poir. Вероятно, у северо-восточного предела ареала найден на обнажениях правого берега р. Тобол в 9 км юго-восточнее с. Усть-Уйское.

Euphorbia seguieriana Neck. Без подтверждения гербарным материалом отмечен Федотовой (1988) в южном Притоболье у с. Прорывное на песчаной равнине. Нами найден на окраине бора у с. Озерное, 18 VIII 1993. Это одна из трех зарегистрированных точек произрастания вида в Сибири (по устному сообщению К. С. Байкова, отмечен еще в Омской и Иркутской областях).

Ferula tatarica Fisch. ex Spreng. Впервые в лесостепном Зауралье найден на степном лугу в пойме р. Тобол близ с. Усть-Уйское, 12 VI 1990.

Sium sisaroideum DC. Приводится для юго-западных районов рассматриваемой территории. На влажной низине в сосново-березовом лесу у с. Усть-Уйское и в пойме р. Алабуги между селами Верх-Алабуга и Краснознаменка собран М. Г. Пименовым, VIII 1993.

Salvia tesquicola Klok. et Pobed. Отмечен лишь однажды близ с. Яланское на нарушенном степном участке, 5 VII 1990.

Scutellaria dubia Taliev et Sirj. Впервые в лесостепном Зауралье найден в зарослях кустарников по берегу р. Тобол южнее с. Усть-Уйское, 12 VI 1990.

Verbascum lychnitis L. Единственная находка сделана на лугу в пойме р. Уй близ с. Усть-Уйское, 4 VII 1991. Это, вероятно, восточный предел распространения вида в Зауралье.

Helichrysum arenarium (L.) Moench. Редок; по сборам Федотовой отмечен в Притоболье близ сел Звериноголовское и Шмаково. Нами собран на окраине бора у с. Озерное, 18 VIII 1993.

Jurinea multiflora (L.) B. Fedtsch. Найден однажды на осыпи правого берега р. Тобол в 9 км юго-восточнее с. Усть-Уйское, 3 VII 1991.

Senecio grandidentatus Ledeb. Новый для лесостепного Зауралья вид; найден в долине р. Тобол близ сел Усть-Уйское, Озерное и г. Кургана.

S. kirghisicus DC. Найден на степных лугах южного Притоболья близ сел. Усть-Уйское, Звериноголовское и Озерное.

Новые для флоры лесостепного Зауралья адвентивные виды

Hordeum leporinum Link. Найден на сорном месте в г. Кургане, 12 VIII 1993. Не приведен во «Флоре Сибири» (1990а).

Chenopodium ficifolium Smith. Редкий в Сибири заносный вид. Найден близ с. Усть-Уйское по берегу р. Уй, 5 VIII 1991, и у г. Кургана в пойме р. Тобол, 14 VII 1989.

Erucastrum armoracioides (Czern. ex Turcz.) Cruchet. Во «Флоре Западной Сибири» (Крылов, 1932) отмечен близ с. Усть-Уйское. Нами найден на насыпи у ж.-д. ст. Просвет, 12 VII 1992.

Coronilla varia L. Отмечен близ ж.-д. ст. Просвет на насыпи, 19 VI 1991.

Lotus ucrainicus Klok. Очень редкое в Сибири заносное растение. В Курганской обл. отмечено по краю дороги у с. Иковка, 19 VI 1991.

Trifolium borysthenicum Grun. Редкий заносный вид. Найден у г. Кургана вдоль грунтовой дороги в пойме р. Тобол, 14 VIII 1989.

Vexibia alopecuroides (L.) Jakovl. В лесостепном Зауралье отмечен на насыпи между ж.-д. станциями Просвет и Иковка, 19 VI 1991.

Astragalus falcatus Lam. Редкий заносный вид. Отмечен близ г. Кургана и у ж.-д. ст. Просвет, 19 VI 1991.

Lappula stricta (Ledeb.) Güerke. Редкий в Зауралье заносный вид. Отмечен в Притоболье близ сел Звериноголовское и Утятское, VI 1990.

Acinos arvensis (Lam.) Dandy. Впервые найден в Курганской обл. у сел Яланское, Темляково и в окр. г. Кургана, VI 1990.

Dracocephalum nutans L. Впервые отмечен нами близ станций Просвет, Окуневка и между селами Темляково и Нагорское, VI 1992.

Arctium minus (Hill.) Bernh. Впервые в Курганской обл. найден в с. Просвет, 22 VIII 1992, и в г. Кургане, 12 VIII 1993.

Galinsoga ciliata (Rafin.) Blake. Отмечен в г. Кургане, 12 VIII 1993.

Onopordon acanthium L. Новое для Курганской обл. заносное растение. Найдено у дороги в с. Усть-Уйское, 12 VI 1990.

Senecio viscosus L. Найден в г. Кургане на пустыре, 1992.

Ximenesia encelioides Cav. Впервые отмечен на пустыре в с. Звериноголовское, 7 IX 1990.

Итак, для лесостепного Зауралья приведено 52 новых вида сосудистых растений, 6 из которых являются новыми для флоры Сибири. Это аборигенные виды *Diphasiastrum tristachyum, Rosa glabrifolia, Carex montana, Melilotus wolgicus* и адвентивные *Hordeum leporinum, Ximenesia encelioides.*

Значительное число видов отмечено на границах их естественного распространения; 2 вида найдены на юго-восточных границах их ареалов (*Carex montana, Vicia biennis*); 31 вид находит южную границу своего ареала в пределах указанного района (в том числе крайне редкие в Зауралье, отмеченные

впервые *Carex disperma, C. loliacea, C. muricata, Juncus filiformis, Coeloglossum viride, Epipogium aphyllum, Stellaria longifolia, Actaea erythrocarpa, A. spicata, Daphne mezereum* и др.). На северных пределах распространения здесь встречается 31 вид (*Puccinellia kulundensis, P. waginiae,* по всей видимости, не встречаются к северо-западу от указанных пунктов); на северо-восточных пределах — 5 преимущественно европейских видов (*Crypsis alopecuroides, Dianthus uralensis, Melilotus wolgicus, Sium sisaroideum, Verbascum lychnitis*).

Многие из приведенных видов требуют охраны в Курганской обл. Один вид (*Epipogium aphyllum*) включен в «Красную книгу РСФСР» (1988).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Генкель А. А., Красовский П. Н. Материалы по изучению озер, займищ, болот и торфяников в Западно-Сибирской лесостепи // Уч. зап. Пермск. гос. ун-та. 1937. Т. 3. Вып. 1. С. 3—75.

Говорухин В. С. Флора Урала. Свердловск, 1937. 536 с.

Гордягин А. Я. Материалы для познания почв и растительности Западной Сибири. 1, 2 // Тр. О-ва естествоисп. при Имп. Казанск. ун-те. 1900. Т. 34. Вып. 3; 1901. Т. 35. Вып. 2. С. 1—528.

Иванова Н. А., Крашенинников И. М. К истории развития растительных ландшафтов Западной Сибири // Землеведение. 1934. Т. 36. Вып. 1. С. 1—38.

Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 590 с.

Крылов П. Н. Материалы к флоре Пермской губернии. 1—4 // Тр. О-ва естествоисп. при Имп. Казанск. ун-те. 1878. Т. 6. Вып. 6. С. 1—110; 1881. Т. 9. Вып. 6. С. 1—323; 1882. Т. 11. Вып. 5. С. 1—40; 1885. Т. 14. Вып. 2. С. 1—20.

Крылов П. Н. Материал к флоре Тобольской губернии // Изв. Имп. Томск. ун-та. 1892. Кн. 5 (2). С. 1—70.

Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Вып. 1—11. Томск, 1927—1949. 3070 с.

Науменко Н. И. Интересные флористические находки в Курганской области // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. 1991. Вып. 3. № 17. С. 42—49.

Науменко Н. И. Флора лесостепного Зауралья в пределах Курганской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб, 1992. 17 с.

Науменко Н. И. Редкие и исчезающие растения Курганской области. Курган, 1994. 64 с.

Никифорова О. В. Дикорастущие вики Сибири. Новосибирск, 1988. 137 с.

Федотова К. П. Флора Курганской области. Курган, 1988. 111 с.

Флора Сибири (в 14 томах). Новосибирск, 1987. Т. 1. 1988а. Т. 2. 1988б. Т. 3; 1990а. Т. 4; 1990б. Т. 5; 1992. Т. 6; 1993. Т. 8.

Курганский государственный
педагогический институт

Получено 2 VI 1994

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.36

Л. А. Малахова, Г. А. Маркова

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ ТОМСКОЙ ОБЛАСТИ. ДВУДОЛЬНЫЕ

L. A. MALAKHOVA, G. A. MARKOVA. CHROMOSOME NUMBERS ON FLOWERING PLANTS OF TOMSK REGION. DICOTYLEDONES

Приведены диплоидные числа хромосом 62 видов, относящихся к 40 родам из 21 семейства двудольных. Большинство растений являются редкими и исчезающими для данного региона.

Apiaceae

Bupleurum longifolium L., **2n = 16.** Томский р-н, окр. пос. Каштак, 1984, Г. Маркова.

B. multinerve DC., **2n = 28.** Окр. г. Томска, Дачный городок, сосновый бор, 1985, Л. Малахова.

Eryngium planum L., **2n = 16.** Кожевниковский р-н, окр. пос. Уртам, 1982—1984, Л. Малахова, Г. Маркова.

Peucedanum baicalense (Redow.) Koch, **2n = 22.** Окр. г. Томска, Дачный городок, сосновый бор, 1985: Л. Малахова.

Asteraceae

Alfredia cernua (L.) Cass., **2n = 26.** Томский р-н, окр. пос. Каштак, 1982, 1985, Л. Малахова, Г. Маркова.

Anthemis tinctoria L., **2n = 18, 2n = 18 + 1 — 2B.** Томский р-н, окр. пос. Коларово; Зырянский р-н, окр. пос. Холдеево; Шегарский р-н, окр. пос. Нащоково, 1983, 1986, Л. Малахова, Г. Маркова.

Artemisia absinthium L., **2n = 18.** Окр. г. Томска, Потаповы лужки; Зырянский р-н, окрестности поселков Богословка, Дубровка, 1984, Г. Маркова.

A. commutata Bess., **2n = 36.** Окр. г. Томска, Потаповы лужки, Дачный городок, 1983, 1985, Л. Малахова.

A. dracunculus L., **2n = 54.** Окр. г. Томска, Потаповы лужки; там же, окр. пос. Аникино; Зырянский р-н, окрестности поселков Богословка, Холдеево; Кожевниковский р-н, окрестности поселков Уртам, Десятово; Шегарский р-н, окр. пос. Нащоково, 1983, 1986, Л. Малахова, Г. Маркова.

A. frigida Willd., **2n = 18.** Кожевниковский р-н, окр. пос. Еловка, 1984, Л. Малахова, Г. Маркова.

A. glauca Pall. ex Willd., **2n = 18.** Кожевниковский р-н, окр. пос. Еловка, 1985, Л. Малахова.

A. latifolia Ledeb., **2n = 72.** Шегарский р-н, окр. пос. Нащоково, 1986, Л. Малахова.

A. macrantha Ledeb., **2n = 108.** Кожевниковский р-н, окр. пос. Десятово; Шегарский р-н, окр. пос. Нащоково, 1984, 1986, Л. Малахова, Г. Маркова.

A. sieversiana Willd., **2n = 18**. Зырянский р-н, окр. пос. Громышовка, 1984, Г. Маркова.

Crepis sibirica L., **2n = 10**. Томский р-н, окр. пос. Каштак; Кожевниковский р-н, окр. пос. Уртам, 1983, Л. Малахова.

Dendranthema zawadskii (Herbich) Tzvel., **2n = 72**. Окр. г. Томска, Дачный городок; Шегарский р-н, окр. пос. Победа, 1985, Л. Малахова.

Galatella biflora (L.) Ness, **2n = 36**. Томский р-н, окр. пос. Аникино, 1984, Л. Малахова, Г. Маркова.

G. haupti (Ledeb.) Lindl., **2n = 18**. Окр. г. Томска, Дачный городок, 1984, Г. Маркова.

Ligularia glauca (L.) O. Hoffm., **2n = 60**. Томский р-н, окр. пос. Каштак; Зырянский р-н, окр. пос. Богословка, 1984, 1985, Л. Малахова, Г. Маркова.

Serratula wolffii Andrae, **2n = 22**. Кожевниковский р-н, окр. пос. Десятово, 1984, Г. Маркова.

Boraginaceae

Brunnera sibirica Stev., **2n = 72**. Томский р-н, окрестности поселков Аникино, Коларово, 1982, Л. Малахова, Г. Маркова.

Pulmonaria dacica Simonk., **2n = 72**. Томский р-н, окр. пос. Аникино, 1982, Г. Малахова.

Campanulaceae

Campanula altaica Ledeb., **2n = 48**. Кожевниковский р-н, окр. пос. Уртам, 1983, Л. Малахова, Г. Маркова.

C. rapunculoides L., **2n = 102**. Экспериментальное хозяйство Сибирского ботанического сада Томского государственного университета (ТГУ), экспозиция редких и исчезающих растений Томской обл., 1982, Л. Малахова, Г. Маркова.

Caryophyllaceae

Eremogone saxatilis (L.) Ikonn. (*Arenaria graminifolia* Schrad.), **2n = 44**. Окр. г. Томска, Дачный городок, 1983, Л. Малахова, Г. Маркова.

Dianthus deltoides L., **2n = 30**. Окр. г. Томска, Дачный городок, 1982, Г. Маркова.

D. superbus L., **2n = 30**. Кожевниковский р-н, окр. пос. Уртам, 1983, Г. Маркова.

D. versicolor Fisch. ex Link, **2n = 90**. Окр. г. Томска, Потаповы лужки, 1982, Г. Маркова.

Lychnis chalcedonica L., **2n = 24**. Томский р-н, окр. пос. Каштак, 1983, Л. Малахова, Г. Маркова.

Crassulaceae

Orostachys spinosa (L.) C. A. Mey., **2n = 24**. Окр. г. Томска, Потаповы лужки, 1982, Г. Маркова.

Dipsacaceae

Scabiosa ochroleuca L., **2n = 16**. Кожевниковский р-н, окр. пос. Уртам, 1982, Л. Малахова, Г. Маркова.

Fabaceae

Lathyrus tuberosus L., **2n = 14**. Кожевниковский р-н, окр. пос. Уртам, 1986, Л. Малахова.

L. vernus (L.) Bernh., 2n = 14. Томский р-н, окрестности поселков Аникино, Тимирязево, Каштак, 1982, Л. Малахова, Г. Маркова.

Oxytropis campanulata Vass., 2n = 16. Кожевниковский р-н, окр. пос. Уртам, 1982, Г. Маркова.

O. pilosa (L.) DC., 2n = 16. Кожевниковский р-н, окр. пос. Уртам, 1983, Г. Маркова.

Vicia unijuga A. Br., 2n = 12. Зырянский р-н, окр. пос. Богословка, 1983, Г. Маркова.

Fumariaceae

Corydalis bracteata (Steph.) Pers., 2n = 16. Г. Томск, парк Сибирского ботанического сада ТГУ, 1987, Л. Малахова.

Gentianaceae

Gentiana macrophylla Pall., 2n = 42. Зырянский р-н, окр. пос. Богословка, 1983, Г. Маркова.

G. septemfida Pall., 2n = 26. Окр. г. Томска, пос. Аникино, 1983, Л. Малахова.

Hypericaceae

Hypericum ascyron L., 2n = 18. Экспериментальное хозяйство Сибирского ботанического сада ТГУ, 1983, Л. Малахова.

Limoniaceae

Goniolimon speciosum (L.) Boiss., 2n = 32. Кожевниковский р-н, окр. пос. Уртам, 1982, Г. Маркова.

Paeoniaceae

Paeonia anomala L., 2n = 10. Томский р-н, окр. пос. Каштак, 1983, Л. Малахова.

Plantaginaceae

Plantago lanceolata L., 2n = 12. Томский р-н, окрестности поселков Коларово, Лучаново, 1983, Г. Маркова.

P. media L., 2n = 12. Зырянский р-н, окр. пос. Богословка, 1985, Л. Малахова.

P. urvillei Opiz, 2n = 24. Кожевниковский р-н, окр. пос. Десятово, 1984, 1985, Л. Малахова, Г. Маркова.

Polemoniaceae

Polemonium caeruleum L., 2n = 18. Томский р-н, окр. пос. Каштак, 1982, Г. Маркова.

Primulaceae

Primula cortusoides L., 2n = 24. Томский р-н, окр. пос. Богашово, 1983, Л. Малахова.

P. macrocalyx Bunge, 2n = 22. Томский р-н, окр. пос. Коларово, 1983, Л. Малахова.

P. pallasii Lehm., 2n = 22. Окр. г. Томска, Потаповы лужки, 1982, Г. Маркова.

Ranunculaceae

Adonis apennina L., 2n = 16. Томский р-н, окрестности поселков Каштак, Коларово, 1982, Л. Малахова, Г. Маркова.

Anemone sylvestris L., 2n = 16. Зырянский р-н, окр. пос. Дубровка; Кожевниковский р-н, окр. пос. Уртам, 1983, Л. Малахова, Г. Маркова.

Anemonoides altaica (C. A. Mey.) Holub, 2n = 32. Томский р-н, окр. пос. Каштак, 1985, Л. Малахова.

A. caerulea (DC.) Holub, 2n = 32. Окр. г. Томска, Академгородок, 1982, Л. Малахова, Г. Маркова.

Pulsatilla patens (L.) Mill., 2n = 16. Окр. г. Томска, Дачный городок; Томский р-н, окрестности поселков Аникино, Каштак, 1982, 1986, Л. Малахова, Г. Маркова.

Thalictrum foetidum L., 2n = 14. Томский р-н, окр. пос. Аникино, 1982, Л. Малахова, Г. Маркова.

Trollius asiaticus L., 2n = 16. Томский р-н, окр. пос. Каштак, 1982, Л. Малахова, Г. Маркова.

Rosaceae

Filipendula vulgaris Moench, 2n = 14. Томский р-н, окр. пос. Аникино, 1982, Г. Маркова.

Rubiaceae

Cruciata krylovii (Iljin) Pobed., 2n = 40. Томский р-н, окр. пос. Каштак, 1986, Л. Малахова.

Scrophulariaceae

Veronica spicata L., 2n = 34. Окр. г. Томска, Дачный городок, 1982, Г. Маркова.

Violaceae

Viola hirta L., 2n = 20. Окр. г. Томска; Томский р-н, окр. пос. Аникино, 1984, Л. Малахова.

V. mirabilis L., 2n = 20. Томский р-н, окрестности поселков Каштак, Коларово, Кисловка, 1984, 1986, Л. Малахова.

V. uniflora L., 2n = 24. Томский р-н, окрестности поселков Каштак, Кисловка, 1982, Л. Малахова, Г. Маркова.

Растения культивируются в Сибирском ботаническом саду Томского университета в экспозиции редких и исчезающих растений Томской обл.; гербарные образцы хранятся в лаборатории биоморфологии и цитогенетики растений Сибирского ботанического сада ТГУ.

Сибирский ботанический сад ТГУ
Томск

Получено 30 III 1994

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47+57) : 58

ЕЛЕНА КОНСТАНТИНОВНА КАРДО-СЫСОЕВА (1904—1991)

A. F. KARDO-SYSSOEV, T. G. MASLOVA, S. S. IKONNIKOV. ELENA KONSTANTINOVNA KARDO-SYSSOEVA (1904—1991)



В 1994 г. исполнилось бы 90 лет со дня рождения и 50 -лет научной деятельности Елены Константиновны Кардо-Сысоевой — профессора, доктора биологических наук, биохимика и физиолога растений, специалиста по исследованию влияния ультрафиолетовой радиации солнца на растения.

Елена Константиновна родилась 10 марта 1904 г. в Петербурге в семье военного врача хирурга-окулиста. В 1919 г. семья переехала в Тамбов, где в то время открылся Тамбовский университет, и Е. К. стала его студенткой. Курс химии читал профессор Саратовского университета Н. А. Шлезингер. Е. К. увлеклась химией и уже на первом курсе получила должность препаратора при кафедре химии.

Известный систематик растений П. А. Смирнов совершал со студентами интереснейшие экскурсии в окрестности Тамбова. Он обучил Е. К. сбору, гербаризации и определению растений. Впоследствии собранный ею гербарий (более 1000 гербарных листов) был передан в Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), где он и хранится до сих пор. По словам академика Комарова, гербарий составил существенную часть коллекционного фонда БИН по Центрально-Черноземной области.

В 1924 г. Е. К. перевелась в Ленинградский университет на кафедру биохимии и физиологии растений, которой заведовал в то время академик С. П. Костычев. В 1927 г. она выполняла дипломную работу под его руководством. С. П. Костычев предложил тему по внеклеточному спиртовому брожению. Этот вопрос находился тогда в центре внимания биохимиков в связи с открытиями E. Buchner и С. В. Лебедева. Удалось доказать, что слабое брожение так называемого «мацерационного сока» вызвано небольшим числом присутствующих в нем живых дрожжевых клеток, активированных биотическими веществами.

В 1928 г. Е. К. получила диплом об окончании университета, биологического отделения физико-математического факультета.

В летние месяцы Е. К. проводила экспедиционные работы, изучая суточный ход фотосинтеза растений разных климатических зон. Вначале работала под Ташкентом на опытной станции Аккавак, затем, по совету директора станции Н. И. Курбатова, — в пустыне Каракум на опытной станции Репетек, где изучала дневной ход фотосинтеза растений подвижных песков в самые жаркие дни июля в 1928—1929 гг.

При изучении суточного хода фотосинтеза у многих растений был обнаружен ранее не известный факт довольно значительного выделения CO_2 в жаркие часы дня. Природа этого явления оставалась неясной. Костычев предположил, что на свету выделяется углекислота, рыхло связанная в листе при ее ассимиляции.

В 1931 г. Е. К. была направлена в Ленинградский институт пищевой промышленности, имевший полузаводскую установку по производству лимонной кислоты грибом *Aspergillus niger* из сахарозы по методу, разработанному Костычевым. Е. К. выяснила условия накопления этим грибом глюконовой кислоты, которая в небольших количествах сопутствовала образованию лимонной. Ей удалось получить близкий к теоретическому выход глюконовой кислоты путем изменения состава среды при выращивании рабочей пленки гриба. Производимый из кислоты медицинский препарат глюконат кальция до этого приходилось импортировать из Германии. Е. К. изготовила нужное количество очищенного препарата глюконата кальция, который получил высокую оценку в клинике им. Н. В. Склифосовского в Москве. В 1935 г. Е. К. Кардо-Сысоевой без защиты диссертации была присуждена ученая степень кандидата биологических наук.

В 1935 г. институт был преобразован во Всесоюзный научно-исследовательский витаминный институт (ВНИВИ), и Е. К. возглавила группу по изучению витамина С. Ею были разработаны методы, позволившие обнаружить нерастворимый фермент растительной ткани. Существование окислительных ферментов в десмоформе (десмос — связь) было тогда новым в науке. Для изучения превращений форм аскорбиновой кислоты была разработана специальная аппаратура.

Одна работа Е. К. вызвала бурную дискуссию. Ей удалось доказать, что обычно наблюдаемое каталитическое окисление на воздухе аскорбиновой кислоты в присутствии ионов Cu и O_2 является обратимым процессом, причем восстановление дегидроаскорбиновой кислоты в аскорбиновую катализируется теми же ионами меди, но в других условиях — в отсутствие кислорода и при температуре кипения воды — факт совершенно неожиданный и новый.

Затем группа занялась уточнением методов определения форм витамина С, активности аскорбиноксидазы и других факторов, влияющих на сохранность витамина С при переработке растительного сырья. Е. К. приступила к изучению сохранности витамина С при кулинарной переработке овощей на крупных предприятиях общественного питания города.

В 1937 г. ученые ВНИВИ предприняли массовое обследование консервных заводов страны для определения сохранности витамина С при производстве консервов. Е. К. была направлена на завод в Херсон, где она обнаружила, что в процессе производства консервов разрушается до 80—90% витамина С. В ходе лабораторных исследований была выявлена вся цепь биохимических процессов, ведущих к разрушению этого витамина. Наладив технологический режим производства на этом заводе, Е. К. продемонстрировала возможности почти полной сохранности витамина С в готовой продукции.

Началась Великая Отечественная война. Накопленный опыт по сохранению витамина С приобрел особую важность и был обобщен в докладе «О предотвращении цинготных заболеваний в РККА» для руководства Красной Армии. Этот доклад был не случайно поручен Е. К. Кардо-Сысоевой, поскольку незадолго до этого ее рекомендации по борьбе с цингой в Красной Армии были

подтверждены авторским свидетельством. Впоследствии Е. К. была заслуженно награждена медалью «За доблестный труд в Великой Отечественной войне».

В 1945 г. Е. К. стала работать в Институте гидролизной промышленности. Перед ней как биохимиком был поставлен вопрос: почему при сбраживании гидролизатов древесины дрожжами на всех заводах наблюдается дефицит выхода спирта до 30—40%? Считалось, что преимущество имеют ускоренные методы процесса, для чего в бродильный чан с гидролизатом древесины вводили высококонцентрированные дрожжи. Специальные опыты показали, что ускоренное сбраживание сахаров усиливает побочные реакции с образованием уксусной кислоты, глицерина, избыточной CO_2 и частично янтарной кислоты. Это тормозит размножение дрожжей, и брожение ведут старые дрожжи. При замедленном брожении, напротив, осуществляется размножение дрожжей и баланс продуктов почти приближается к теоретическому уравнению спиртового брожения, причем расход сахаров на прирост брожения невелик. Данные лабораторных опытов были эффективно использованы в промышленности.

В 1953 г. Е. К. поступила на работу в Институт полярного земледелия и уехала на Север, на Салехардскую опытную станцию, где организовала биохимическую лабораторию. Ее заинтересовал вопрос, почему картофель в условиях Севера дает обильный урожай клубней (до 400—500 ц/га), но с низким содержанием крахмала. В литературе высказывалось предположение, что на Севере задержан процесс оттока ассимилятов в клубни картофеля при мощном развитии ботвы. Е. К. доказала, что задерживается не отток ассимилятов, а полимеризация сахара в крахмал в самих клубнях и причина этой задержки — холодная почва.

Несмотря на большую занятость в работах на Полярном Севере, Е. К. никогда не теряла связи с БИН и Всесоюзным ботаническим обществом. Поэтому не случайно уже в 1959 г. она — член ВБО и временный сотрудник БИН.

В 1964 г., подводя итоги своих исследований, Е. К. успешно защитила в БИН докторскую диссертацию на тему «Пути усиления полезных функций растений. (Значение физиологических исследований для повышения эффективности процессов брожения, устойчивости витамина С в растениях и крахмалообразования у картофеля на Севере)». Сразу после защиты диссертации Е. К. была приглашена на Памир, где организовала лабораторию физиологии растений при Памирском биологическом институте АН Таджикской ССР. В этой лаборатории за основу было взято экологическое направление. Из комплекса факторов, воздействующих на растения в условиях высокогорья, Е. К. остановилась на изучении влияния на растения повышенного содержания ультрафиолетового (УФ) излучения в суммарной радиации солнца. В качестве исследуемого растения был взят ячмень. Многолетние опыты показали, что УФ радиация солнца задерживает рост и развитие этого злака и уменьшает его урожайность. Е. К. вместе с учениками-аспирантами удалось выяснить физиологическую природу этого явления. Было установлено, что торможение роста — прямое следствие усиленного расхода на испарение энергии солнечной радиации, поглощенной листом. Далее исследования показали, как установленная задержка роста осуществляется через систему эндогенных регуляторов роста (фитогормонов): в присутствии УФ в растениях накапливались ингибиторы роста фенольной природы.

В сентябре 1970 г. решением Высшей аттестационной комиссии Е. К. Кардо-Сысоевой было присвоено звание профессора.

В 1972 г. Е. К. вышла на пенсию и вернулась в Ленинград, где с присущей ей энергией включилась в работу только еще зарождавшегося в СССР экологического движения. Вскоре она стала ученым секретарем Научно-технического совета Общества охраны природы. Как биолог Е. К. прекрасно понимала опасность бездумного вторжения техники в природу и, в частности, начина-

ющейся реализации теперь уже скандально известного проекта строительства дамбы в Финском заливе. Проведенный ею и группой единомышленников по Научно-техническому совету анализ данных по санитарному и медико-биологическому состоянию Невской губы ясно показал, что строительство дамбы опасно. Однако оно все же было начато. Сейчас правота дела Е. К. и ее сподвижников общепризнана, хотя их имена и забыты.

Е. К. Кардо-Сысоева отличалась широтой своих интересов и поля деятельности — химия, биология, биохимия. Будучи прекрасным организатором научных работ, она создала современные лаборатории в различных уголках страны — от северных до южных границ Советского Союза. Е. К. всегда была человеком широкой души и стремилась помочь каждому. К ней за помощью мог обратиться любой. До последних дней своей жизни она направляла работу своих учеников и аспирантов. Интересы Елены Константиновны — высокоинтеллигентного человека, владевшего тремя языками, были крайне разносторонними. Она была и прекрасным художником. В 1986 г. состоялась персональная выставка ее картин. Есть ее картина и в Русском музее.

Е. К. Кардо-Сысоева скончалась в возрасте 87 лет 10 марта 1991 г. в Ленинграде и похоронена на Ковалевском кладбище.

Для тех, кто ее знал, Елена Константиновна навсегда останется образцом человека глубоких и разносторонних знаний, высокой культуры и мужества.

СПИСОК ОСНОВНЫХ ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Е. К. КАРДО-СЫСОЕВОЙ

1924. О гинандроморфизме у *Salix cinerea* L. // Тр. Лен. о-ва естествоисп. Т. 54. № 3. С. 41—44.

1927. L'absence de la fermentation extracellulaire dans la levure séché // ДАН СССР. Сер. А. С. 267—271. (Совместно с С. П. Костычевым, Ю. В. Медведевым). [Об отсутствии внеклеточного брожения в сухих дрожжах].

Über Alkoholgärung. XIII Mitteil. Die Nichtexitenz der zellfreein Gärung. Hoppe-Seyl. // Zeitschr. Phys. Chem. Bd 168. H. 4-6. S. 244—266. (Совместно с С. П. Костычевым, Ю. В. Медведевым). [Об отсутствии внеклеточного брожения].

1928. Биодинамика мощного чернозема Тамбовской опытной станции // Тр. Отд. с.-хоз. микробиол. Гос. ин-та опытной агрономии. Т. 3. С. 95—102.

Исследование по биодинамике почв // Тамбовская опытная станция. Тамбов. Вып. 17. С. 184—192.

1930. Исследования над суточным ходом фотосинтеза растений Средней Азии // Изв. АН СССР. С. 467—498. (Совместно с С. П. Костычевым).

Untersuchungen über den Tagesverlauf der Photosynthese in Zentrolasien // Plauta. Arch. Wiss. Bot. Bd 11. H. 1. S. 117—143. (Совместно с С. П. Костычевым).

1933. Условия образования глюконовой кислоты грибом *Aspergillus niger* // Тр. Лен. ин-та пищевой промышл. Т. 1. Вып. 1. С. 39—52.

Über die Bildung von glucon-säure durch *Aspergillus niger* // Bioch. Zeitschr. Bd 266. H. 4-6. S. 337—351.

1935. Активация культур *Aspergillus niger* при помощи кислоты // Тр. Лен. ин-та пищевой промышл. Т. 3. Вып. 1. С. 25—44.

Производство глюконата кальция биохимическим путем // Там же. С. 83—92.

1936. Изучение баланса углеводов при биохимических процессах у гриба *Aspergillus niger* // Тр. Лен. ин-та пищевой промышл. Т. 3. Вып. 4. С. 116—129. (Совместно с Л. Н. Рубель).

Исследование кислотоустойчивости у *Aspergillus niger* // Там же. С. 96—102.

Über Säurebildung und Säureresistenz des *Aspergillus niger* // Zbl. Bact. ar. und Infektionskr. Jena. Abt. 2. Bd 93. S. 264—277.

1937. К методологии изучения витамина C в растениях // Бот. журн. Т. 22. № 4. С. 394—400. (Совместно с М. А. Гудлетом).

Окисление аскорбиновой кислоты (витамина C) в растениях // ДАН СССР. Т. 14. Вып. 5. С. 307—311. (Совместно с М. А. Гудлетом).

1938. К исследованию состояния витамина C в растениях // Биохимия. Т. 3. Вып. 3. С. 334—347. (Совместно с М. А. Гудлетом).

Превращения витамина C в томатах // Там же. С. 348—354. (Совместно с Р. Ф. Нисенбаум).

Прибор для отбора проб жидкости, кипящей под током газа // Лабораторная практика. № 6. С. 30. (Совместно с М. А. Гудлетом).

1940. Борьба с потерями витамина C в пищевых производствах // Тр. Всесоюз. конф. по витаминам. М.—Л. С. 152—154.

1941. Изучение систем, влияющих на устойчивость витамина C в растениях // Тр. Всесоюз. н.-иссл. витаминного ин-та. М.—Л. Т. 3. Вып. 1. С. 170—176.

О каталитическом восстановлении дегидроаскорбиновой кислоты при нагревании // Там же. С. 177—183.

Сохранность витамина C при кулинарной переработке брюквы // Там же. С. 320—328. (Совместно с В. Г. Дылевской).

Сохранность витамина C при кулинарной переработке картофеля // Там же. С. 306—319. (Совместно с М. Н. Улановой).

1945. Использование листьев грецкого ореха для концентратов витамина C и каротина // Пищевая промышл. № 2. С. 15—20.

1953. О выходе спирта при дрожжевом брожении. I. Учет фактического выхода спирта при сбраживании древесных гидролизатов // Микробиология. Т. 22. Вып. 5. С. 551—558. (Совместно с В. А. Утенковой-Ранцан).

О выходе спирта при дрожжевом брожении. II. Значение расы и условий воспитания дрожжей для спиртового брожения // Микробиология. Т. 22. Вып. 6. С. 682—688. (Совместно с В. А. Утенковой-Ранцан).

Пути физиолого-биохимического изучения крахмалистости и морозостойкости картофеля на Крайнем Севере // Докл. VI Сессии Ученого совета НИИ полярного земледелия. Вып. 3. С. 117—126.

1954. О выходе спирта при дрожжевом брожении. IV. Условия торможения побочных реакций // Микробиология. Т. 23. Вып. 3. С. 304—312. (Совместно с В. А. Утенковой-Ранцан).

1960. К изучению природы морозоустойчивости растений на Крайнем Севере // Физиология устойчивости растений. Тр. Конф. 3—7 марта 1959 г. АН СССР. М. С. 40—42.

О природе морозоустойчивости растений // Физиол. раст. Т. 7. Вып. 4. С. 423—427. (Совместно с М. В. Пахомовой).

1961. Рост и фотосинтез картофеля на Крайнем Севере // Физиол. раст. Т. 8. Вып. 6. С. 715—725. (Совместно с М. В. Пахомовой).

1963. Значение светового и температурного факторов Крайнего Севера для накопления крахмала в клубнях картофеля // Физиол. раст. Т. 10. Вып. 1. С. 31—39. (Совместно с Е. Г. Коптевой).

1964. Пути усиления полезных функций растений. (Значение физиологических исследований для повышения эффективности процессов брожения, устойчивости витамина C в растениях и крахмалообразования у картофеля на Севере). Доклад (вместо автореф.), представленный на соискание уч. ст. д-ра биол. наук. Л. БИН АН СССР. 25 с.

1965. Влияние ультрафиолетовых излучений на ткани листа в условиях Памирского высокогорья // Третье совещ. по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Тез. докл. Фрунзе. М.—Л.: Наука. С. 58.

1967. Влияние ультрафиолетового облучения на ткани листьев в условиях Памирского высокогорья // Проблемы ботаники. Т. 9. Растительный мир высокогорий. С. 363—369. (Совместно с Ю. Е. Гиллером).

К изучению роли ультрафиолета в жизнедеятельности растений Западного Памира // Изв. АН ТаджССР. Отд. биол. наук. Вып. 2(27). С. 45—55. (Совместно с Г. С. Поповой, А. Мамад-Ризохоновым и др.).

1969. О работах по физиологии растений на Памире // Сб. докл. объединенных науч. сессий, посвященных 50-летию Великой Октябрьской социалистической революции (Куляб, Ленинабад, Хорог, Душанбе). Душанбе. С. 169—178.

1971. К цитологическому изучению листьев ежесуточно промерзающих высокогорных растений Памира // ДАН ТаджССР. Т. 14. Вып. 9. С. 57—60. (Совместно с К. Огоевой).

О специфичности действия ультрафиолетовой радиации солнца на ячмени в условиях Западного Памира // Изв. АН ТаджССР. Отд. биол. наук. Вып. 4(45). С. 24—32. (Совместно с А. Мамад-Ризохоновым, К. Огоевой).

1976. Действие УФ радиации на рост и активность эндогенных регуляторов роста у лука памирского (*Allium pamiricum* Wendelbo) // Изв. АН ТаджССР. Отд. биол. наук. Вып. 4(65). С. 62—67. (Совместно с Г. Гульмамедовым, А. Мамад-Ризохоновым и К. Огоевой).

Авторские свидетельства, полученные Е. К. Кардо-Сысоевой

Способ получения глюконовой кислоты и ее солей брожением. А. с. № 143413/II, 16 марта 1934 г.

Прибор для работы с витаминами в атмосфере инертного газа. А. с. № 187088, 22 марта 1937 г. (Совместно с Н. А. Гудлетом).

Рекомендации по борьбе с цингой в системе РККА. А. с. № 541121, 24 февраля 1941 г. (Тех. комитет ГИУКА, Секция рационализации и изобретений).

А. Ф. Кардо-Сысоев, Т. Г. Маслова, С. С. Иконников

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 8 VI 1994

УДК 92 (47 + 57) : 58

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 12

ПАМЯТИ НИНЕЛЬ НИКОЛАЕВНЫ ИЗМАЙЛОВОЙ (1933—1990)

S. N. SHEREMETIEV, S. S. IKONNIKOV. IN THE MEMORY OF NINEL NIKOLAYEVNA IZMAYLOVA (1933—1990)

26 января 1995 г. исполняется 5 лет со дня кончины экофизиолога Нинель Николаевны Измайловой (урожденной Рундквист), посвятившей свою жизнь изучению водообмена растений.

Н. Н. родилась 30 октября 1933 г. в Ленинграде. В 1957 г. после завершения образования в Ленинградском университете по кафедре ботанической гео-

графии, где ее учителем был профессор А. А. Корчагин, Н. Н. была зачислена в штат Памирской биологической станции и работала там вплоть до 1969 г. Все эти годы Н. Н. занималась изучением водного режима высокогорных растений на высотном профиле (4200—4800 м над ур. м.) в пределах альпийского пояса растительности. Здесь были подробно изучены подушковидные растения *Sibbaldia tetrandra* Bunge, *Ajania tibetica* (Hook. fil. et Thoms.) Tzvel., *Potentilla pamirica* Th. Wolf, *Oxytropis immersa* (Baker ex Aitch.) Bunge ex B. Fedtsch., *Leontopodium ochroleucum* Beauv., растения альпийских лугов *Primula macrophylla* D. Don, *Carex pseudofoetida* Kük., *Paracolpodium leucolepis* (Nevski) Tzvel., петрофитные виды *Waldheimia glabra* (Decne.) Regel, *Rhodiola pamiroalaica* Boriss. В этих исследованиях начал складываться и выкристаллизовываться стиль работы Н. Н.: тщательное проведение динамических наблюдений, корректный анализ данных, в котором важное место занимали как физиологические, так и экологические аспекты, точное, емкое и в то же время лаконичное изложение результатов. В 1969 г. эта работа была завершена под руководством доктора биологических наук В. М. Свешниковой: Н. Н. написала и защитила кандидатскую диссертацию по теме «Водный режим растений альпийского пояса Восточного Памира» в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН). В 1964 г. Н. Н. стала членом Всесоюзного ботанического общества и активно включилась в жизнь ботаников, принимала участие в подготовке всесоюзных высокогорных совещаний, тезисов, докладов и трудов.



После защиты диссертации (с 1970 г.) Н. Н. работала в БИН в лаборатории растительности аридной зоны. С этого времени начался новый этап ее жизни, связанный с Монголией. В течение 10 полевых сезонов в составе совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции Н. Н. выполняла работы по исследованию водного режима растений. Эти работы проводились на лесостепном стационаре, расположенном в северо-восточной части Хангайского нагорья. Н. Н. подробно исследовала водообмен растений в дневной, сезонной и погодичной динамике. Были выявлены закономерности водного режима растений Восточного Хангая в целом, каждого типа растительности и каждого исследовавшегося сообщества в частности. Многолетний цикл наблюдений позволил показать флуктуации этого процесса жизнедеятельности растений и тем самым определить степень устойчивости видов к условиям произрастания, раскрыть их поведение при оптимальных и экстремальных режимах среды. После проведения исследований было установлено, что приспособление растений к условиям засухи идет по линии сокращения расхода воды на транспирацию, ее более эффективного использования на построение органического вещества. Этот вывод, несмотря на кажущуюся простоту, отнюдь не является тривиальным. Достаточно вспомнить, что с легкой руки академика Н. А. Максимова (который прекрасно понимал неоднозначность проблемы) многие исследователи стали в один голос утверждать, что ксерофиты должны испарять воду наиболее интенсивно. С другой стороны, Н. Н. показала, что в таких типах растительности Восточного Хангая, как леса и луга, где растениями наряду с атмосферной влагой интенсивно используются влага

оттаивающей мерзлоты и грунтовые воды, сообщества отличаются наибольшей затратой воды на испарение и наибольшей продуктивностью.

Н. Н. была очень энергичным и работоспособным человеком. Не оставляя монгольские исследования, она с 1976 г. начала экспедиционную работу по изучению водного баланса некоторых травянистых сообществ фисташников Бадхыза (этому благоприятствовали значительные различия в сроках вегетации травянистой растительности Бадхыза и Восточного Хангая). Эти исследования продолжались до 1986 г., когда Н. Н. включилась в работу Южно-Таджикской экспедиции, будучи начальником одного из ее отрядов.

Работа на Памире, Восточном Хангае, Гиссарском хр. (Кондара) и в Бадхызском заповеднике, близкое знакомство с видами и растительными сообществами в разнообразных условиях произрастания, тонкая интуиция исследователя, постоянный поиск новых путей решения возникающих научных проблем привели Н. Н. к убеждению, что структура сообщества и водный режим его компонентов определенным образом взаимосвязаны. Она была одним из первых исследователей, которые попытались использовать показатели водного режима растений для характеристики перекрывания ниш. Несмотря на всю дискуссионность этого вопроса, такой подход дает новые направления размышлениям, позволяет отойти от стереотипов и взглянуть на чисто физиологический аспект жизнедеятельности растений с иных, более широких позиций. Регулирует ли водный режим видов структуру сообществ? Н. Н. отвечала на этот вопрос положительно. Она считала, что в сообществе подбираются виды с разнообразными регуляторными механизмами водообмена, что определяет их позицию в фитоценозе. В экстремальных условиях произрастания преимущество получают виды с наиболее эффективным использованием потребляемой воды, что отражается и на структуре сообществ. Напротив, отсутствие ограничений на водопотребление приводит к формированию сообщества по иным, прямо не связанным с эффективностью водообмена параметрам. Это был дополнительный штрих к познанию взаимоотношений растений. Но это не исключало иные подходы, а позволяло по-новому взглянуть на проблему становления фитоценозов и функционирования их компонентов. Неоднозначность решений очевидна. Однако работа в этом направлении могла принести новые интересные результаты. Н. Н. не успела завершить ее.

Нинель Николаевна Измайлова скончалась 26 января 1990 г. в Ленинграде, похоронена на Южном кладбище. Она оставила глубокий след в памяти знавших ее людей своим жизнелюбием, открытостью, оптимистичным взглядом на жизнь, примером неординарно мыслящего ученого.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Н. Н. ИЗМАЙЛОВОЙ

1961. Опыт комплексного изучения эдификаторов высокогорных пустынь Памира // Тез. докл. 3 Сталинабадск. совещ. по проблеме биокомплексов аридной зоны. Сталинабад. Вып. 1. 1961. С. 53—55. (Совместно с Г. М. Ладыгиной, А. П. Стешенко, Р. М. Рейнус).

Транспирация растений высокогорий Памира // Второе совещ. по вопр. изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Тез. докл. Л.: Наука. С. 115—116.

1963. Водно-температурный режим почв и транспирация растений альпийского пояса Памира // Тр. Памирск. биол. станции. Душанбе. Т. 1. С. 172—180.

Транспирация растений верхней части альпийского пояса Восточного Памира // Бот. журн. Т. 48. № 2. С. 250—255.

1965. Интенсивность транспирации высокогорных растений в зависимости от высоты их произрастания // Проблемы ботаники. М.—Л.: Наука. Т. 7. С. 205—212.

Особенности водного режима эдификаторов альпийской растительности Памира // Тез. докл. 3 Всесоюз. совещ. по вопр. изучения флоры и растительности высокогорий. М.—Л.: Наука. С. 57.

1967. Осмотическое давление в листьях растений альпийского пояса Памира // Проблемы ботаники. Растительный мир высокогорий СССР и вопросы его использования. Фрунзе: Илим. Т. 9. С. 351—362.

О содержании воды и ее разделении на свободную и связанную в листьях альпийских растений Памира // Растительность и растениеводческое освоение Памира. Душанбе. Т. 1. С. 204—213.

1968. Однолетние надземные части и расход воды на испарение в сообществах терескена серого на Памире // Изв. АН ТаджССР. Т. 33. № 4. С. 29—34. (Совместно с Н. П. Литвиновой).

1969. Водный режим растений альпийского пояса Восточного Памира: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 17 с.

Комплексное изучение эдификаторов высокогорных пустынь Памира // Проблемы освоения пустынь. № 1. С. 32—42. (Совместно с А. П. Стешенко, Р. М. Рейнус, Г. М. Ладыгиной, Н. П. Литвиновой).

Продукция зеленой массы и расход воды на транспирацию некоторыми полынными сообществами // Бот. журн. Т. 54. № 10. С. 1586—1590. (Совместно с Н. П. Литвиновой).

1970. Биологическая продуктивность и расход воды на испарение некоторыми подушковидными сообществами альпийского пояса Памира // Природные условия и реконструкция растительности Памира. Душанбе. С. 75—88. (Совместно с Н. П. Литвиновой).

Расход воды на испарение сообществами Восточного Памира // Всесоюз. симп. по вопр. водного обмена растений. Тез. докл. Иркутск. С. 110—111.

1971. К изучению водного режима кустарничков Восточного Памира // Тез. докл. 5 Всесоюз. совещ. по вопр. изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Баку: Элм. С. 258—260.

Продукция зеленой массы и расход воды на испарение степными сообществами Восточного Памира // Там же. С. 269—271. (Совместно с Н. П. Литвиновой).

1972. Water regime and productivity of main dominant plants of the high mountain deserts (East Pamirs) // Ecophysiological basis of arid zones ecosystems productivity. Leningrad. P. 76—79. (Совместно с Н. П. Литвиновой).

1973. Об исследовании водного режима растений степных сообществ нагорного Хангая // Тез. докл. 5 Делегатск. съезда ВБО. Киев. С. 128—129. (Совместно с Б. Чойжамцем).

1974. О величине сосущей силы и осмотического давления клеточного сока высокогорных растений // Тез. докл. 6 Всесоюз. совещ. по вопр. изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Ставрополь. С. 38—40.

О водном режиме доминантных растений нагорного Хангая // Структура и динамика степных и пустынных экосистем МНР. Л.: Наука. С. 149—155.

Расход воды на транспирацию растительными сообществами Восточного Памира // Экология. № 1. С. 95—97.

Фитомасса и водный баланс пустынных эдификаторов Памира // Структура и продуктивность пустынной растительности. Тез. докл. Алма-Ата. С. 18—19. (Совместно с Н. П. Литвиновой).

1975. Обзор научно-исследовательских работ, выполненных по МБП на Памире. (Продуктивность горных сообществ СССР. Глава «Восточный Памир») // Ресурсы биосферы. (Итоги советских исследований по МБП). Л.: Наука. Вып. 1. С. 181—186. (Совместно с Н. П. Литвиновой, Г. М. Ладыгиной, А. П. Стешенко).

On the ecology of water relations in highmountain plants // XII Int. Bot. congr. Abstracts. Leningrad. P. 150.

1976. Водный режим доминирующих растений горных степей Монголии // Физиолого-биохимические и экологические аспекты устойчивости растений к неблагоприятным факторам внешней среды. Тез. докл. Всесоюз. совещ. Иркутск. С. 96—97. (Совместно с В. М. Свешниковой, Б. Чойжамцем).

XII Международный ботанический конгресс (Ленинград, 1975). Итоги работы. Секция 8. Экологическая ботаника // Бот. журн. Т. 61. № 6. С. 795—799. (Совместно с Л. Е. Родиным, Н. П. Литвиновой, Л. Н. Новичковой-Ивановой).

Особенности водного режима пустынных и степных растений Монголии // Итоги пятилетней работы совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции. Улан-Батор. С. 150—164. (Тр. Ин-та ботаники АН МНР. № 2). (Совместно с В. М. Свешниковой, Н. И. Бобровской, Б. Чойжамцем).

1977. Водный режим криофильных подушковидных растений Восточного Памира // Экология. № 2. С. 17—22.

Водный режим кустарничков Восточного Памира // Проблемы ботаники. Баку: Элм. Т. 13. С. 192—197.

К регуляции водного режима горных растений // Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. по вопр. изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Новосибирск: Наука. С. 187—188.

О водном режиме *Artemisia frigida* Willd. // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л.: Наука. С. 207—214.

Осмотическое давление у растений Хангая // Растительный и животный мир Монголии. Л.: Наука. С. 143—148. (Совместно с В. М. Свешниковой).

1978. Водный режим доминантов фисташковых редколесий Бадхыза // Тез. докл. VI Съезда ВБО. Л.: Наука. С. 236. (Совместно с С. Н. Шереметьевым).

Водный режим растений горной лесостепи Восточного Хангая // География и динамика растительного и животного мира МНР. М.: Наука. С. 115—118.

1979. Водный режим горных растений аридных областей // Проблемы ботаники. Новосибирск: Наука. Т. 14. Вып. 2. С. 23—27.

1980. Водный баланс и продуктивность высокогорного кобрезиевого луга в Восточном Хангае (МНР) // Экология. № 5. С. 27—35. (Совместно с И. А. Банниковой, С. В. Максимович).

1981. Особенности водного режима лиственницы сибирской на южной границе ее распространения в МНР // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по вопр. адаптации древесных растений к экстремальным условиям. Петрозаводск. С. 45—46.

1982. Водный баланс и продуктивность разнотравно-злаковой карагановой степи в Восточном Хангае // Экология. № 3. С. 6—12. (Совместно с И. А. Банниковой, С. В. Максимович).

К вопросу о взаимосвязи транспирации и продуктивности // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и водного режима растений в полевых условиях. Иркутск. С. 101—102.

К экологии водного режима растений высокогорного Хангая (МНР) // 8 Всесоюз. совещ. «Изучение и освоение флоры и растительности высокогорий». Тез. докл. III. Экология и физиология высокогорных растений. Свердловск. 1982. С. 19.

Реакция растений фисташников Бадхыза на условия среды // Экология. № 5. С. 8—15. (Совместно с Г. С. Малышевой, Б. К. Ганнибалом).

1983. Водообмен и продуктивность растительных сообществ в связи с климатическими особенностями территории // Горная лесостепь Восточного Хангая. М.: Наука. Т. 1. С. 135—148. (Совместно с И. А. Банниковой, И. А. Бересневой, С. В. Максимович, Л. Баясгалан, Б. Чойжамцем).

Die Regulung des Wasserhaushaltes der Pflanzen unter den ökologischen Verhältnissen des Öst-Changaj (MVR) // MVR-Symposium. 1983. Sect. Biowissenschaften. Martin Luther Universität Halle—Wittenberg und Biologische

Geselschaft der DDR. Thesen Botanische Beitruge. Erforschung biologischer Ressourcen der Mongolischen Volksrepublik. Halle (Saale) 29 VIII—2 IX 1983. S. 104—105.

Пути регуляции водного режима растений в условиях Восточного Хангая // Там же. С. 103—104.

Стеллера карликовая в степях Восточного Хангая // Бот. журн. Т. 68. № 4. С. 453—463. (Совместно с Н. П. Гуричевой, Н. И. Слемневым, С. Лхагвасурэн).

Транспирация фитоценозов как показатель связи растительного покрова и среды обитания // Тез. докл. VII Съезда ВБО. Л.: Наука. С. 344.

Эколого-физиологическая характеристика фисташковых редколесий Бадхыза // Там же. С. 380. (Совместно с С. Н. Шереметьевым, В. М. Свешниковой).

1984. Водный режим и засухоустойчивость степных растений // Тез. докл. III Симп. по водному режиму растений. Ташкент. С. 29.

О регуляции водного обмена растений в связи с приспособлением к условиям среды // Регуляция водного обмена растений. Матер. II Всесоюз. симп. по водному режиму растений. Киев: Наукова думка. С. 93—95.

Стационарные исследования фисташников Бадхыза. Исследование водного режима основных доминантов // Бот. журн. Т. 69. № 7. С. 920—921.

1986. Водный режим // Степи Восточного Хангая. М.: Наука. С. 99—126.

Особенности водного режима растений высокогорий Восточного Хангая // Растительный покров высокогорий. Л.: Наука. С. 178—186.

1987. Водный режим растений как показатель активности видов в сообществах // Эколого-физиологические исследования пустынных фитоценозов. Алма-Ата: Наука. С. 78—85.

Индикаторная роль показателей функционирования при решении вопросов устойчивости и саморегуляции // Там же. С. 135—147. (Совместно с В. М. Свешниковой, Л. Я. Курочкиной, Р. С. Верник и др.).

Оценка функционирования экосистем (на уровне сообществ) и степень функциональной активности видов в зависимости от их взаимовлияния // Там же. С. 148—160. (Совместно с В. Л. Вознесенским, Л. Я. Курочкиной, В. М. Свешниковой и др.).

1988. Водный режим растений как показатель их экоморфы // Актуальные вопросы ботаники в СССР. Тез. докл. VIII Делегатск. съезда ВБО. Алма-Ата. С. 209—210.

Итоги ботанических исследований высокогорий Средней Азии // Растительный мир высокогорных систем СССР. Владивосток. С. 48—78. (Совместно с Г. М. Ладыгиной, С. С. Иконниковым, Л. П. Лебедевой, Н. П. Литвиновой, Л. И. Носовой).

1989. Водный режим растений травяного яруса фисташников // Фисташники Бадхыза. Л.: Наука. С. 176—184. (Совместно с В. М. Свешниковой).

Экологические аспекты водного режима растений // Там же. С. 184—192.

С. Н. Шереметьев, С. С. Иконников

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 14 VI 1994

Авторский указатель

I Делегатский съезд Российского ботанического общества (Ульяновск, 1993 г.)

Обзорные статьи

Оригинальные статьи

Сообщения

Систематические обзоры и новые таксоны

Флористические находки

Методика ботанических исследований

Числа хромосом

Потери науки

Юбилеи и даты

Критика и библиография

В Российском ботаническом обществе

Хроника

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

ВНИМАНИЮ АВТОРОВ БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА

Публикация материалов о новых таксонах (видах и внутривидовых таксонах) будет осуществляться только при присылке типа или изотипа этих таксонов. Образцы должны быть присланы в Гербарий БИН отдельной посылкой на имя Ю. Л. Меницкого с пометкой «Для Ботанического журнала».

ОТ РЕДАКЦИИ

Редакция напоминает, что статьи, идущие в разделы «Обзорные», «Оригинальные», «Сообщения», «Методика ботанических исследований», должны иметь резюме на английском языке (SUMMARY).

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1994. Т. 79. № 12. 1—128.